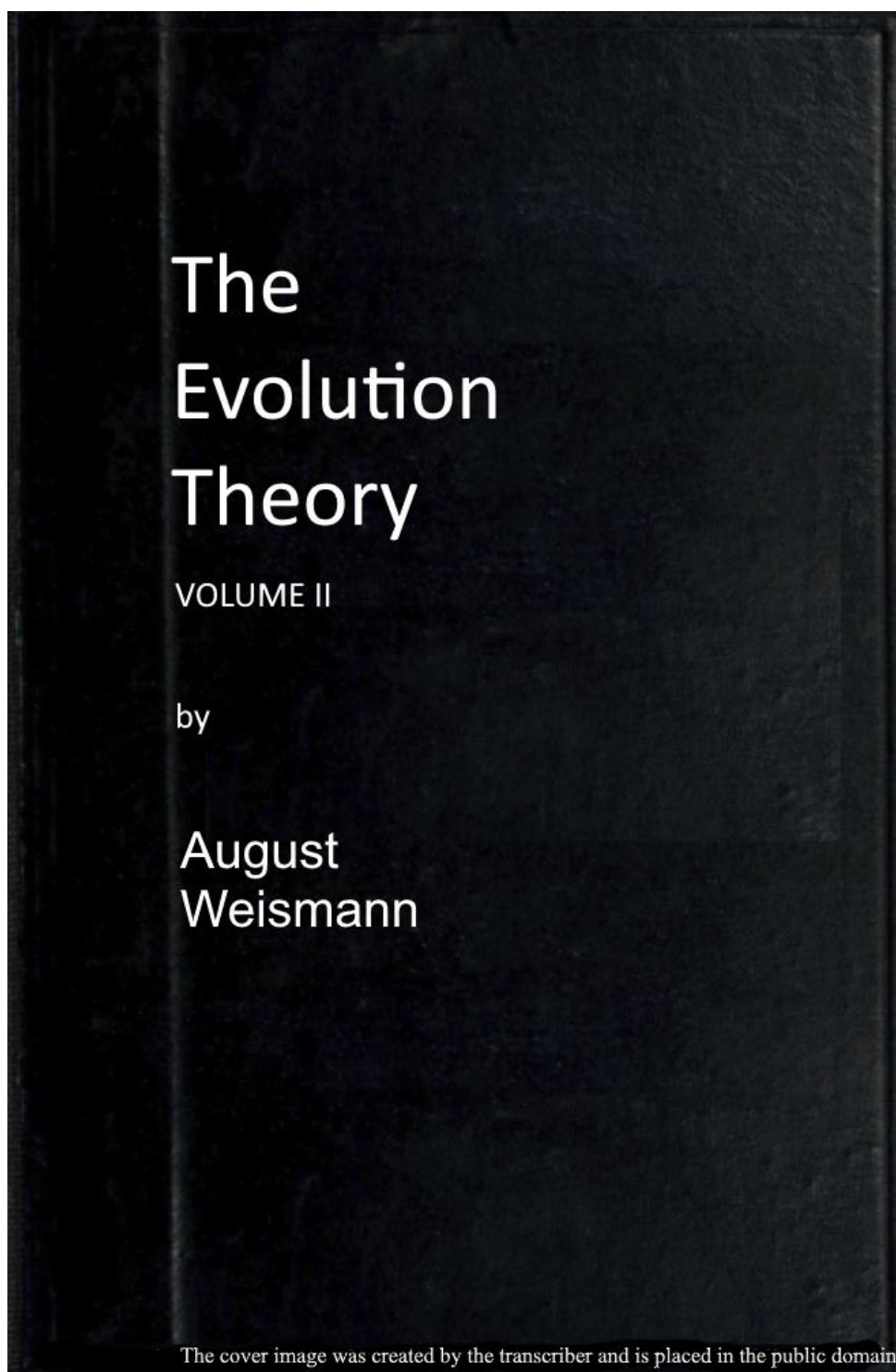


Теория эволюции, Том. 2 из 2

Август Вейсман



Электронная книга проекта "Гутенберг" по теории эволюции, том. 2 из 2

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинства других частей мира бесплатно и практически без каких-либо ограничений. Вы можете скопировать его, раздать или повторно использовать в соответствии с условиями лицензии Project Gutenberg, прилагаемой к этой книге, или онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы находитесь за пределами Соединенных Штатов, вам необходимо ознакомиться с законами страны, в которой вы находитесь, прежде чем использовать эту электронную книгу.

Название: Теория эволюции, Том. 2 из 2

Автор: Август Вейсман

Переводчик: Дж. Артур Томсон

Маргарет Р. Томсон

Дата выхода: 10 апреля 2021 г. [Электронная книга № 65049]

Последнее обновление: 18 октября 2024 г.

Язык: Английский

Авторы: Констанца Хофманн, Алан, Мэрилинда Фрейзер-Канлифф и команда онлайн-редакторов, распространяющих корректуру в <https://www.pgdp.net> (Эта книга была подготовлена на основе изображений, предоставленных цифровой библиотекой Hathitrust.)

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА ЭЛЕКТРОННАЯ КНИГА ГУТЕНБЕРГА "ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ", ТОМ 2 ИЗ 2 ***

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

ТОМ II

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

АВТОР : доктор АВГУСТ ВЕЙСМАН

ПРОФЕССОР ЗООЛОГИИ ФРАЙБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА В БРАЙСГАУ

ПЕРЕВЕДЕНО При СОДЕЙСТВИИ АВТОРА Дж. АРТУРОМ ТОМСОНОМ, РЕГИОНАЛЬНЫМ ПРОФЕССОРОМ ЕСТЕСТВЕННОЙ ИСТОРИИ АБЕРДИНСКОГО УНИВЕРСИТЕТА, И МАРГАРЕТ Р. ТОМСОН

ИЛЛЮСТРИРОВАННЫЙ

В ДВУХ ТОМАХ

ТОМ II

ЛОНДОН
ЭДВАРД АРНОЛЬД

МЭДДОКС-СТРИТ, 41 и 43, БОНД-СТРИТ, У.

1904

Все права защищены

Содержание

ЛЕКЦИЯ		СТРАНИЦА
XX.	Возрождение	1
XXI.	Возрождение (<i>продолжение</i>)	23
XXII.	Доля родителей в воспитании потомства	37
XXIII.	Проверка гипотезы о трансмиссивности функциональных модификаций	62
XXIV.	Возражения против тезиса о том, что функциональные модификации не передаются	80
XXV.	Зародышевый отбор	113
XXVI.	Зародышевый отбор (<i>продолжение</i>)	136
XXVII.	Биогенетический закон	159
XXVIII.	Общее значение амфимиксиса	192
XXIX.	Общее значение амфимиксиса (<i>продолжение</i>)	210
XXX.	Внутриутробное размножение, партеногенез, бесполое размножение и их последствия	238
XXXI.	Влияние окружающей среды	265
XXXII.	Влияние изоляции на формирование видов	280
XXXIII.	Происхождение определенного типа	299

XXXIV.	Происхождение определенного типа (продолжение)	330
г.	Происхождение и вымирание видов	346
XXXVI.	Спонтанное зарождение и эволюция: заключение	364
УКАЗАТЕЛЬ		397

СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ

РИСУНОК		НАСТРАНИЦЕ
35 В (повторяется).	<i>Hydra viridis</i> , зеленый пресноводный полип.	4
96.	Планарию разрезают поперечно на девять частей	6
97.	Планария, разделенная на две части продольным разрезом	14
98.	Нога краба, приспособленная для членовредительства или аутотомии	17
99.	Регенерация хрусталика в глазу тритона	21
100.	Регенерация планарий	25
101.	Рука морской звезды	27
76 (повторяется).	Схема созревания яйцеклетки	39
82 (повторяется).	Оплодотворение у Лилии	59
91 (повторное).	Задняя лапка кузнечика	83
102.	Кисточка и гребешок на лапке пчелы	84
103.	Коготь на лапке пляжной мухи	85
104.	Копаящая лапка сверчка- крота	86
105.	Завязь фертильной муравьиной матки и яичники рабочего муравья	91
106.	Три рабочих того же вида индийских муравьев	97
107.	А, Б. Личинка ручейника	105

107 С..	Стадия лептоцефала американского угря	133
108.	Личинка науплиуса одного из низших ракообразных	161
109 А, В.	Метаморфоза одного из высших ракообразных, креветки	162
109 С.	Вторая стадия зоэа	163
109 D, E.	Стадия мизиса и полностью сформированная креветка	164
70 (повторяется).	Дафнелла	166
110.	Самая крупная из дафний (<i>Leptodora hyalina</i>), с летними яйцеклетками под скорлупой	166
111.	Личинка науплиуса из зимнего яйца <i>Leptodora hyalina</i>	167
112.	Развитие паразитического ракообразного <i>Sacculina carcini</i>	168, 242
113.	Два пола паразитического ракообразного <i>Chondracanthus gibbosus</i>	170
114.	Зоея-личинка краба	171
115.	Гусеница колибри-бражничного мотылька <i>Macroglossa stellatarum</i>	178
3 (повторяется).	Взрослая гусеница глазчатого бражника	178
4 (повторяется).	Взрослая гусеница глазчатого бражника	179
8 (повторяется).	Гусеницы облепихового бражника	179
116.	Развитие глазных пятен у гусеницы слоновьего бражника <i>Chærosampa elpenor</i>	180
117.	Гусеница постельного бражника <i>Deilephila galii</i>	181
118.	Два этапа в истории жизни молочайного бражника	182

	<i>Deilephila euphorbiae</i>	
119.	Гусеница тополиного бражника <i>Smerinthus populi</i>	184
120.	А, симметричная, и В, асимметричная кривая частоты встречаемости	207
121.	Жизненный цикл <i>Coccidium</i> <i>lithobii</i>	214
122.	Конъюгация кокцидии (<i>Adelea</i> <i>ovata</i>)	216
123.	Конъюгация Собственный кокцидий	218
79 (повторяется).	Две стадии созревания "трутневых яиц"	236
124.	Смена поколений у желчной осы	245
125.	Два вида галлов, образованных видом	246
126.	Яйцеклад и яйцеклетка двух поколений одного и того же вида галловых ос	247
127.	Жизненный цикл вредителя винограда (<i>Phylloxera vastatrix</i>)	249
128.	Гетеростилизм	254
38 (повторяющийся).	Фрагмент лишайника	261
129.	Аберрация <i>Arctia caja</i> , вызванная низкой температурой	276
130.	Скелет гренландского кита с контуром тела	313
131.	Peridineæ: разновидность <i>Ceratium</i>	325

ЛЕКЦИЯ XX

РЕГЕНЕРАЦИЯ

Почкование и деление—Пока что все теории регенерации являются предварительными, просто "теорией чемодана"—Регенерация не является основным признаком—Вольвокс—Гидра—Жизненное сродство—Планарии—Гетероморфозы—Враги гидроидов-колонии—Регенерация у растений—У амфибий—У дождевых червей—Разная степень регенеративной способности в зависимости от подверженности части повреждению—Разные результаты продольного деления пополам у дождевых червей и у планарий—Регенерация у птиц—Исчезновение способности к регенерации происходит очень медленно—Эксперименты Моргана по Раки-отшельники—Аутотомия у ракообразных и насекомых—Регенерация хрусталика у тритона.

Мы попытались объяснить передачу набора наследуемых качеств от одного поколения к другому как результат непрерывности зародышевой плазмы, и мы предположили, что зародышевые клетки возникают только из клеток в "зародышевом пути"; то есть из клеток, которые, начиная с оплодотворенной яйцеклетки, снабжены полным образцом дремлющей зародышевой плазмы и, таким образом, могут стать зародышевыми клетками, а впоследствии и новыми особями, в которых совокупность унаследованных первичных компонентов, заложенных в зародышевой плазме. плазма может снова начать развиваться.

Теперь мы должны рассмотреть другие случаи наследования в связи с той же проблемой — происхождением их наследственного оборудования.

Мы, конечно, знаем, что новые особи могут возникать отдельно от зародышевых клеток, что у многих низших животных и растений они могут возникать путем почкования и деления.

Для обоих этих случаев будет достаточно теории зародышевой плазмы с несколько измененной формой того же предположения, которое мы сделали в отношении образования зародышевых клеток. Действительно, часто кажется, что происхождение новой особи путем почкования происходит от любого набора соматических клеток материнского животного; но соматические клетки, если они содержат исключительно детерминанты, контролирующие сами себя, не могут дать начало совершенно новой особи, поскольку это предполагает наличие *всех* детерминант вида. Но поскольку эти детерминанты не могут быть сформированы *de novo*, почкующиеся клетки должны содержать в дополнение к обычным контролирующим соматическим детерминантам идиоплазму в латентном, неактивном состоянии, которая становится активной только при определенных внутренних или внешних воздействиях, а затем дает начало образованию почки. Источник этой дополнительной идиоплазмы, однако, следует искать только в яйцеклетке.

У растений эта идиоплазма почек должна быть полноценной зародышевой плазмой, потому что почкование начинается только с одного вида клеток, клеток камбия; но у животных, у которых — как кажется, оно всегда происходит по крайней мере из двух различных видов клеток — эктодермы и энтодермы, — дело обстоит сложнее. В этом случае эти два вида клеток будут содержать в виде зародышевой идиоплазмы две разные группы детерминант, которые взаимно дополняют друг друга и образуют совершенную зародышевую плазму, и только сотрудничество этих двух наборов приведет к образованию зародыша. Я, однако, не буду вдаваться далее в подробности в отношении этих взаимосвязей, поскольку теория здесь не может сделать ничего большего, чем сформулировать то, что было замечено; вряд ли она в состоянии помочь нам лучше понять факты.

Ситуация не намного яснее в отношении процессов, которые приводят к замене утерянных деталей. Многообразные явления регенерации также могут быть приведены в соответствие с теорией, если мы приписываем тем клеткам, из которых происходит замещение или полная реконструкция утраченной части, "вспомогательную идиоплазму", которая, по крайней мере, содержит детерминанты, необходимые для формирования части. Возможно, что предполагаемая дополнительная идиоплазма часто содержит гораздо больший комплекс детерминант, и что от высвобождающих стимулов зависит, какие из них и сколько их станут активными.

Если мы рассмотрим явления регенерации в животном царстве, нам сразу бросится в глаза, что эта способность сильно различается у разных видов, необычайно велика у одних и очень незначительна у других. В целом у низших животных она больше, чем у высших, но, тем не менее, степень дифференцировки не может быть единственным фактором, определяющим способность к регенерации. То, что одноклеточные организмы могут полностью заменить утраченные части, что даже кусочек инфузории может реконструировать целое животное, если только кусочек содержит часть ядра, мы уже видели, обсуждая значение ядерного вещества. В этом случае ядро должно содержать полную зародышевую плазму, то есть коллективные детерминанты вида, и они вызывают восстановление утраченной части, хотя и делают это способом, который для нас все еще совершенно неясен. Тем временем наша интерпретация не продвинет нас дальше ни здесь, ни в отношении любого другого порядка жизненных явлений. Пойти дальше означало бы выдвинуть каузальную теорию самой жизни; это означало бы получить полное и реальное "объяснение" того, что такое "жизнь". До сих пор никто не смог претендовать на эту должность. Мы можем видеть различные стадии, через которые проходит каждый организм, и то, что они возникают одна из другой; мы можем даже проникнуть в последовательность тех тонких и удивительно сложных процессов, которые вызывают ядерное и клеточное деление; но мы все еще далеки от того, чтобы вывести, кроме как совершенно эмпирически, из текущего состояния клетки, каким будет последующее, то есть от того, чтобы понять последовательность событий как необходимую связь, которую можно предсказать. Как биофор приходит к тому, что из него самого развиваются явления жизни, нам совершенно неизвестно; мы не знаем ни взаимодействия первичных материальных частиц, ни сил, которые вызывают это; мы не можем сказать, что побуждает орды различных видов биофоров выстраиваться вместе в определенном порядке, какие молекулярные смещения и вариации возникают в результате этого, или какое влияние оказывает внешний мир, и так далее. Мы видим только видимый результат бесконечного числа невидимых движений — роста, деления, умножения, реконструкции и дифференциации.

Пока мы так далеки от понимания жизни, никакая теория возрождения не может быть чем-то большим, чем "теорией чемодана", как однажды выразился Делаж по отношению ко всей теории наследования, теорией, которая подобна чемодану в том смысле, что из него можно извлечь только то, что было вложено ранее. Если мы хотим объяснить обновление абсорбционной полосы ресничек у стентора, мы сначала упаковываем наш хоботок, в данном случае ядро инфузории, детерминантами ресничного отдела, а затем думаем о том, что они высвобождаются под воздействием раздражителя при ранении и доставляются в нужное место неизвестными силами для реконструкции ресничного отдела каким-то неизвестным способом. Никто не может быть более ясно осведомлен, чем я, о том, что это не является исчерпывающим причинно-следственным объяснением самого процесса. Тем не менее, это не совсем лишено ценности, поскольку позволяет нам, по крайней мере, привести факты в рациональный порядок

— в данном случае зависимость способности к регенерации от присутствия ядерного вещества - в соответствии с формулой, которую мы можем использовать временно, то есть с помощью которой мы можем ставить новые вопросы. Как только мы поднимаемся выше в ряду организмов, теория приобретает большую ценность, ибо, хотя мы совершенно не принимаем во внимание какой-либо ответ на главный вопрос и, таким образом, отказываемся на данный момент от попытки выяснить, как детерминанты начинают работать, вызывая к жизни части, которыми они управляют, мы сталкиваемся лицом к лицу с другими, в некотором смысле предварительными вопросами, которые мы можем решить, и решение которых кажется мне, по крайней мере, не совсем бесполезным.

Первый из этих вопросов звучит так: является ли способность к регенерации фундаментальным, первичным свойством каждого живого существа в том смысле, что она присутствует повсюду в равной степени, независимо от внешних условий, и, таким образом, является неизбежным следствием первичных свойств живой субстанции? Или это, хотя и первобытный по своим истокам, феномен адаптации, который зависит от особого механизма и не встречается повсеместно в равной степени?

Мы уже познакомились с некоторыми фактами, которые должны склонить нас к последней точке зрения. Колонии шаровидных водорослей *Volvox* (рис. 63) состоят из двух видов клеток, из которых только один вид, репродуктивные клетки, обладает способностью воспроизводить все целиком, другие, жгутиковые, или, как мы их называли, соматические клетки, способны производить только себе подобных, но никогда целиком.

Новые исследования, проведенные доктором Отто Хюбнером в моем институте, поставили эти факты вне всяких сомнений. Мы можем заключить, что в данном случае дезинтеграция зародышевой плазмы произошла во время онтогенеза посредством дифференциального клеточного деления, так что только репродуктивные клетки получают полную зародышевую плазму, в то время как соматические клетки получают только детерминанты, необходимые для их собственной специфической дифференцировки, соматические детерминанты.

В этом случае регенерация и размножение совпадают; регенерации нет, за исключением возникновения новой особи из репродуктивной клетки.

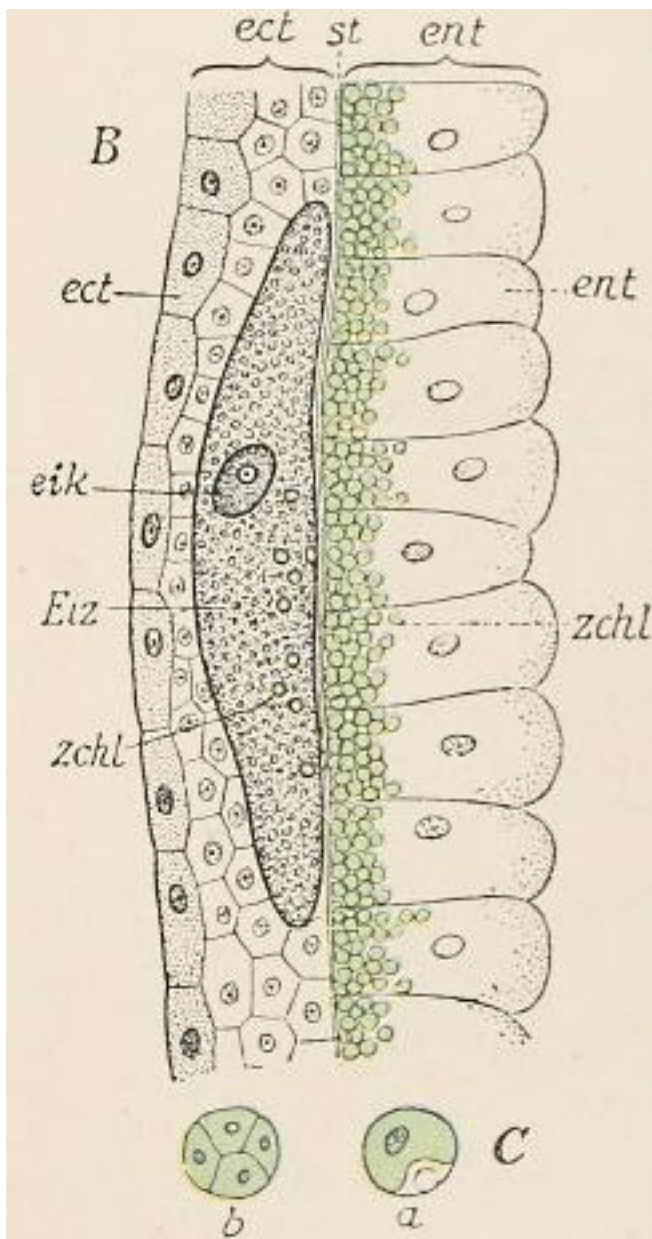


Рис. 35 Б (повторяется). *Hydra viridis*, Зеленый пресноводный полип. Разрез через стенку тела, где-то в направлении *ov* на рис. 35 А. *Eiz*, яйцеклетка, находящаяся в эктодерме (*ect*), и включающая зоохлореллы (*schl*), которые иммигрировали из энтодермы (*ent*) через поддерживающую пластинку (*st*). В честь Хаманна.

Давайте теперь поднимемся к низшим из многоклеточных, например, к пресноводному полипу *Hydra* (рис. 35 А), и мы обнаружим высокую степень регенеративной способности в ограниченном смысле, поскольку в дополнение к способности производить зародышевые клетки, то есть клетки, которые при соединении двух в процессе амфимиксиса дают начало новому животному, почти из любой части полипа может вырасти целое животное. Гидру не только разрезали на от двух до двадцати различных частей, но даже разрубили на бесчисленное количество фрагментов, и все же каждый из них при благоприятных обстоятельствах смог снова вырасти в полноценное животное. Тем не менее, мы не вправе делать вывод, что каждая клетка обладает способностью воспроизводить целое. Если с

помощью щетинки мы выворачиваем один из этих полипов наружу, как палец перчатки, а затем препятствуем его обратному повороту, протыкая щетинку поперек него, он не живет, а вскоре погибает, очевидно, потому, что клетки двух слоев тела, эктодермы и энтодермы, не могут взаимно заменять друг друга и взаимно производить друг друга. Внутренний слой, теперь вывернутый наружу, не может противостоять воздействию воды, а внешний слой, теперь вывернутый вовнутрь, не может влиять на пищеварение; короче говоря, один не может трансформироваться в другой, и поэтому мы должны заключить, что оба являются специализированными, что они больше не содержат полную зародышевую плазму, а только специфические детерминанты эктодермы и энтодермы соответственно.

Следовательно, высокая регенеративная способность животного должна зависеть от того факта, что определенные клетки эктодермы снабжены полным детерминантным комплексом эктодермы в форме неактивной вспомогательной идиоплазмы, которая возбуждается к регенеративной активности стимулом ранения, и что точно так же клетки энтодермы снабжены всем детерминантным комплексом энтодермы. Нет необходимости решать, все или только многие клетки, возможно, более молодые, таким образом приспособлены к регенерации; в любом случае, очень многие из них должны быть распределены по всему телу, возможно, за исключением щупалец, которые сами по себе неспособны воспроизвести все животное. Когда животное калечат, клетки обоих слоев, снабженные соответствующими детерминантами-агрегатами, сотрудничают в воспроизведении целого из части.

Верно, что даже с учетом этих предположений мы лишь приближаемся к порогу реального объяснения. Поскольку, учитывая, что все детерминанты вида должны присутствовать во фрагменте, мы не в состоянии показать, как они приступают к реконструкции животного в его целостности, и максимум, что мы можем сказать, это то, что это должно зависеть от конкретного вида стимула, которому подвергается каждая из клеток через свое прямое и более удаленное окружение, какие детерминанты должны быть высвобождены в первую очередь и, следовательно, какие части должны быть реконструированы.

То, что действуют регулирующие силы, подобные тем, которые мы уже были вынуждены предположить в отношении деления и регенерации одноклеточных организмов, относительно природы которых мы пока не можем сделать никаких определенных заявлений, но которые мы можем назвать "полярностями", или, как я предпочитаю говорить, "сродством", показано бесчисленными экспериментами, которые были проведены, особенно с пресноводным полипом. Таким образом, Рэнд отрезал передний конец полипа вместе с кольцом щупалец, и вырезанный диск живого вещества удлинился в поперечном направлении, так что половина щупалец оказалась справа, другая половина - слева, в то время как тело развивалось между этими двумя группами, так что они становились все дальше и дальше отделенными друг от друга, пока, наконец, первоначальная поперечная ось животного не превратилась в продольную ось. Одна группа щупалец выжила и окружила новый рот, в то время как другая на противоположном аборальном полюсе, новой ногой, отмерла. Это полное изменение структуры полипа в отношении расположения его основных частей указывает на неизвестные силы, которые зависят не от детерминант как таковых, а от жизненно важных свойств живых частей и от их взаимодействия друг с другом.

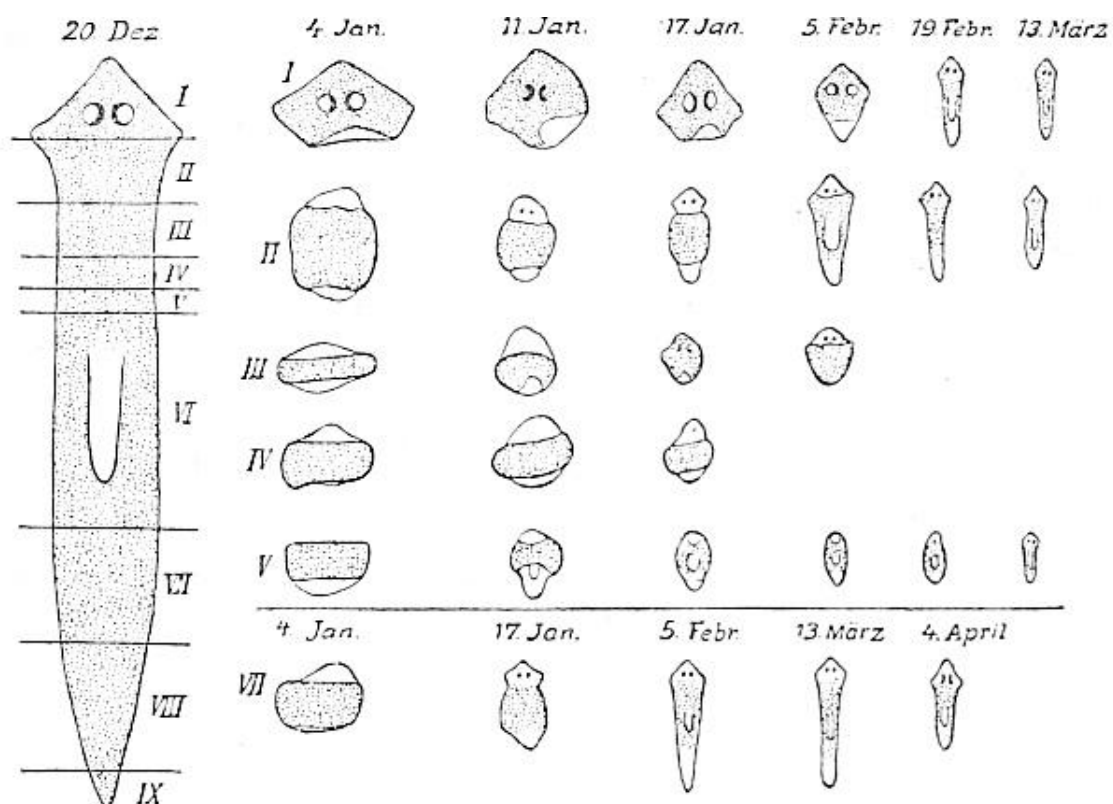


Рис. 96. Планарию разрезают поперечно на девять частей. Показана регенерация семи из них в целых животных. В честь Моргана.

То же самое справедливо и для всех низших многоклеточных, обладающих высокоразвитой регенеративной способностью, причем не только для полипов, но и для червей, таких как планарии. Благодаря экспериментам Леба, Моргана, Фойгта, Бикфорда и других мы знаем, что эти животные реагируют почти на каждое увечье полной реконструкцией, что их можно, например, как показано на рис. 96, разрезать поперек на девять или десять частей, в результате чего каждая из этих частей снова вырастет в целое животное, если только внешние воздействия не окажутся неблагоприятными и не помешают этому.

Нечто подобное происходит, если отрезать головку Тубулярного полипа, он формирует новую головку с хоботком и щупальцами. По крайней мере, так происходит, если оставить стебель полипа в нормальном положении; но если его воткнуть в песок в обратном положении, на самом верхнем конце, где раньше росли корни, вырастает головка, и предыдущий головной конец теперь пускает корни. Подвешивая обезглавленный стебель горизонтально в воде, можно заставить голову развиваться на каждом конце стебля, так что мы должны предположить, что каждая часть полипа при определенных обстоятельствах способна развить голову, и что это должны быть "обстоятельства" — в данном случае гравитация, контакт с землей или с водой и взаимное влияние частей животного друг на друга — которые решают, что должно получиться. Леб, который первым наблюдал эту форму регенерации, назвал ее гетероморфозом, чтобы выразить тот факт, что определенные части животного могут образовываться в совершенно иных местах, чем те, которые изначально для них предназначались.

Было бы, конечно, ошибочно противопоставлять эти случаи гетероморфоза теории детерминант, но они, безусловно, не дают никаких особых доказательств ее обоснованности в

качестве интерпретации, поскольку все, что мы можем здесь еще раз сказать, это то, что все или, по крайней мере, многие клетки животного должны содержать полный детерминантный комплекс эктодермы, а другие - энтодермы, и что определенные группы детерминант становятся активными, когда на них воздействуют определенные внешние или внутренние освобождающие стимулы. В отношении таких животных теория едва ли более убедительна, чем конкурирующая теория, согласно которой способность к регенерации является общим свойством живой субстанции, которое не везде достигает одинаково полного выражения, потому что оно сталкивается со все возрастающими трудностями, связанными с возрастающей сложностью строения. Справедливость теории начинает проявляться только тогда, когда мы имеем дело со случаями, где очевидно, что каждая часть не может порождать все остальные, где способность к регенерации ограничена и происходит только в определенных частях в определенной степени и может начинаться только с определенных частей. Здесь предположение об общей и первичной регенеративной способности терпит неудачу. Любой, кто настаивает, как это делает О. Хертвиг, на том, что идиоплазма во всех клетках организма одинакова, всегда может сослаться на то, что в случаях, когда регенерации не происходит, вина заключается не в регенеративной способности, а в отсутствии адекватных освобождающих стимулов, и на первый взгляд действительно кажется, что эта позиция неопровержима. Однако мы обнаружим, что существуют факты, которые делают интерпретацию Хертвига совершенно несостоятельной.

Мое собственное мнение заключается в том, что способность к регенерации - это не что-то первичное, а скорее адаптация к восприимчивости организма к травмам, то есть способность, которая проявляется у организмов в разной степени, пропорциональной степени и частоте их подверженности травмам. Регенерация предотвращает гибель раненого животного, или продолжение жизни в искаленном состоянии, и в этом заключается преимущество для сохранения вида, которое тем больше, чем чаще у вида возникают травмы, и тем больше они угрожают его жизни прямо или косвенно. Таким образом, определенная степень регенеративной способности необходима всем многоклеточным животным, даже самым высоким среди них. Мы сами, например, не смогли бы избежать многочисленных опасностей заражения бациллами и другими микроорганизмами, если бы наша защитная внешняя кожа не обладала способностью к регенерации, по крайней мере настолько, чтобы она могла закрыть рану и заполнить рубцовой тканью место, где был иссечен кусочек кожи. Очевидно, что механизм, вызывающий регенерацию, должен был сохраняться в некоторой степени и в некоторых частях на каждой стадии филогенетического развития и должен был усиливаться или ослабляться в соответствии с потребностями соответствующего организма, концентрируясь в определенных частях, которые были сильно подвержены повреждениям, и удаляясь из других частей, которым редко угрожала опасность. Таким образом, было вызвано большое разнообразие, которое мы можем сейчас наблюдать в силе и локализации регенеративной способности. Но все это можно рассматривать только как адаптацию.

Я хотел бы привести несколько примеров, чтобы показать, что способность к регенерации ни в коем случае не распределена равномерно и что, насколько мы можем видеть, она в большей или меньшей степени соответствует потребностям животного, как в отношении целого, так и в отношении отдельных частей.

Прежде всего следует отметить, что те низшие многоклеточные, в частности гидроидные полипы, которые наделены такой высокой и общей способностью к регенерации, на самом деле

нуждаются в этом для своей безопасности; они не только мягкие, легко травмируемые и разрывающиеся, но и наиболее сильно уничтожаются многочисленными врагами. В начале мая я обнаружил на стенах гавани Марселя целые леса полипов родов *Campanularia*, *Gonothyrae* и *Obelia*, все крупные и великолепно развитые, с тысячами отдельных полипов и медузообразных, но за очень короткое время подавляющее большинство полипов было съедено маленькими креветками-призраками (Caprellids) и другими ракообразными, червями и многочисленными другими врагами, и к концу мая их уже не было. возможно найти прекрасную, хорошо разросшуюся колонию. Следовательно, для этих видов должно иметь решающее значение, обладают ли стебли и ветви, которые пощажены, поскольку защищены роговыми трубками, способностью превращать свои простые мягкие части в головки полипов, или давать почки, которые становятся полипами, или даже выращивать новый побег из веточек, которые были наполовину объедены и откусаны от побега и упали на землю. Если, наконец, оторванный стебель полипа (*Tubularia*) упадет на землю изнаночной стороной вверх, то тот конец, который сейчас является нижним, пустит корни, а тот, который сейчас самый верхний, даст новую головку. Это также кажется нам адаптивным и не удивляет нас, поскольку мы давно привыкли признавать, что то, что приспособлено к определенной цели, осуществит это, если это вообще будет возможно. Подумайте еще раз о бесчисленных вариантах цвета и формы, которые мы обсуждали в предыдущих лекциях. Я надеюсь, что позже смогу более подробно показать, как происходит, что необходимость порождает адаптацию. Что касается случая с полипами, мы можем понять, что, поскольку у этих животных вообще была возможна высокая степень регенерации и почкования, она не могла не развиваться. Регенерация и почкование дополняют друг друга в данном случае, поскольку первое вызывает в индивидуальном "человеке" то, что последнее делает в колонии, а именно *Восстановление в целостности*. Легко понять, что первое не составило труда установить, когда второе — способность к почкованию — уже существовало.

На первый взгляд кажется очень поразительным, что высшие растения, которые все зависят от почкования и которые образуют растительные колонии (клубнелуковицы) в том же смысле, в каком полипы образуют колонии животных, обладают способностью к истинному восстановлению лишь в очень низкой степени, хотя они чрезвычайно подвержены повреждениям.

Из этого мы видим, что эти две способности не являются одновременными, что зародышевая плазма может содержаться во многих клетках организма в латентном состоянии, и все же регенерация каждого детального дефекта может быть невозможна. Так обстоит дело у высших растений в отношении большинства их частей. Лист, в котором было вырезано отверстие, не закрывает это отверстие новым клеточным материалом; у папоротника, с которого были срезаны некоторые листочки, новые не отрастают, а остаются изуродованными. Даже листья, которые, если положить их на влажную землю, легко распускают почки, из которых вырастают новые растения, как это делают бегонии, не заменяют отрезанный кусочек листа; они совершенно не приспособлены к регенерации.

С точки зрения полезности это легко объяснимо. Природе, так сказать, не стоило тратить время на такие приспособления в случае листьев или цветков, отчасти потому, что это очень преходящие структуры, а отчасти потому, что они быстро и легко заменяются развитием других растений того же вида. Более того, лист, в котором мы проделали отверстие, продолжает функционировать, но полип, рот и щупальца которого мы отрезали, больше не мог бы получать

питание, если бы не был приспособлен к регенерации. Но то, что эта адаптация могла быть осуществлена в случае растений, доказываются кончиками корней, которые образуются заново при повреждении, и закрытием ран на стебле "каллусом".

Я вернусь к растениям, когда мы будем иметь дело с механизмом регенерации, но сейчас я должен уделить больше внимания животным, исследуя далее вопрос о том, коррелирует ли способность к регенерации со степенью восприимчивости к травмам, которым подвергается животное, и с биологической важностью поврежденной части, поскольку это должно быть так, если регенерация действительно регулируется адаптацией.

Вряд ли какое-либо другое позвоночное животное достигло такой известности благодаря своей высокой регенеративной способности, как водяной тритон, вид рода *Тритон*. У него может отрасти не только хвост, но и ноги и их части, если их отрезать. Спалланцани видел, как ноги отрастали шесть раз, после того как он шесть раз их отрезал. У слепого тритона (*Proteus*) из пещер Крайнера, ближайшего родственника обыкновенного тритона, нога регенерировала только через полтора года, хотя животное стоит на более низкой ступени организации, чем тритон, и, следовательно, должно легче заменять утраченные части. Но Протей живет, защищенный от опасностей, в темных тихих пещерах, в то время как Тритон подвергается нападению многочисленных врагов, которые откусывают куски от его хвоста или ног; а ноги являются его главным средством передвижения, без которого ему было бы трудно добывать пищу. Иное дело вытянутый, похожий на угря тритон из болот Южной Каролины, *сирена лацертина*. Это животное передвигается, изгибая свое очень мускулистое туловище на манер угря, и вследствие неиспользования задних ног оно почти полностью их утратило. Даже передние конечности стали маленькими и слабыми, на них всего два пальца, и они не отрастают заново, если их откусить, или делают это очень медленно.

Дождевые черви подвергаются многочисленным преследованиям; на них охотятся не только птицы, такие как дрозды и некоторые дятлы, но, прежде всего, кроты, и Даль показал, что кроты часто зимой запасают червей, которых они наполовину уничтожают в результате укуса, в то время как даже Реомюр знал, что кроты часто пожирают дождевых червей только наполовину. Таким образом, очевидным преимуществом дождевых червей было то, что часть животного была способна вырастить целое, и, соответственно, мы находим у них довольно хорошо развитую регенеративную способность. Но она сильно различается у разных видов, и было бы интересно, если бы мы знали условия жизни достаточно хорошо, чтобы быть в состоянии решить, повышается или понижается способность к регенерации пропорционально опасностям, которым подвергается вид. К сожалению, мы еще далеки от этого; мы знаем только, что у обыкновенных дождевых червей родов *Lumbricus* и *Allolobophora* способность к регенерации все еще очень ограничена, поскольку самое большее два червя, а иногда только один, могут развиваться из животного, разрезанного на две части. Разрезание на большее количество кусочков не дает большего количества червей, но обычно только одного, а часто и вовсе ни одного.

Это соответствует поведению их врагов, которые часто могут откусить кусочек или оторвать его, когда червяк пытается убежать, но никогда не разрезают его на куски. Способность к регенерации более развита у рода *Allurus*, еще более развита у червей рода *Criodrilus*, обитающих в иле на дне озер, и наиболее развита у рода *Lumbriculus*, обитающих на дне небольших прудов. Давным-давно Боннет разрезал образец *Lumbriculus* на двадцать шесть

частей длиной около двух миллиметров и наблюдал, как большинство из них снова вырастают в полноценных червей. Его эксперименты часто повторялись в последнее время, были расширены и уточнены во многих отношениях. Фон Бюлову удавалось получать целых животных из кусочков, состоящих из четырех-пяти соматических сегментов, и с восемью или девятью сегментами ему почти неизменно это удавалось. *Поясничная кость*, которую он разрезал на четырнадцать частей, одна из которых имела размер всего 3,5 мм. в длину дало начало тринадцати полным червям с головой и хвостом; погиб только один кусок.

У этих червей есть маленькие враги с острыми челюстями, которые могут грызть их сзади или спереди, но не могут проглотить целиком. Лайонет, известный своим аналитическим вскрытием древесной гусеницы (*Cossus ligniperda*), заметил, когда он кормил личинок стрекоз этими поясничными червями, что "передний конец некоторых из них, задний конец которых был отгрызен личинками, продолжал жить на земле. Таким образом, мы можем понять, почему высокая способность к регенерации полезна для этих червей, и в то же время почему им выгодно сокращаться так, что они разлетаются на куски при очень легком раздражении, но к этому мы вернемся еще раз.

Очень разная мощность способности к регенерации у животных, принадлежащих к одной и той же небольшой группе и находящихся почти, если не совсем, на одном и том же уровне организации, по-видимому, ясно показывает, что здесь мы имеем дело с адаптацией к различным условиям жизни, хотя мы не можем продемонстрировать это подробно. Было бы, конечно, ошибочно рассматривать условия жизни как единообразные, поскольку рассматриваемые черви не только обитают в разных местах — в земле, в грязи или в воде — и, следовательно, подвержены воздействию разных врагов, и поскольку они также могут быть совершенно разными в отношении размера и скорости, в средствах защиты и, возможно, также в вызывающем поведении, что действительно в какой-то мере доказуемо.

То же самое мы встречаем у группы еще более мелких червей, "водяных змей" Резеля, разновидностей рода *Nais*. Они также ведут себя по-разному в вопросе регенерации, поскольку, хотя многие виды, такие как *Nais proboscidea* и *Nais serpentina*, если их разрезать на две или три части, превращаются соответственно в двух или трех червей, Боннет прямо упоминает неназванный вид *Nais*, который вообще не переносит разделки и даже погибает, если ему отрезать голову.

Таким образом, ни степень организации, ни взаимосвязь сами по себе не определяют силу регенеративного потенциала. И поскольку близкородственные виды могут вести себя в этом отношении совершенно по-разному, то же самое происходит и с различными частями тела одного и того же животного; и здесь также сила способности, по-видимому, зависит от более частых или более редких повреждений соответствующей части и от ее важности для поддержания жизни. Давайте возьмем несколько примеров.

Части тела, которые в естественной жизни животного никогда не повреждаются, во многих случаях не проявляют способности к регенерации. Это относится и к внутренним частям тритона, регенеративная способность которых в остальном очень высока. Я вырезал половину или почти все легкое у тритонов, накачанных эфиром; рана закрылась, *но возобновления органа не произошло*. То же самое происходило, когда отрезали кусок семенного протока или яйцевода. Верно, что почка увеличивается у высших животных, когда кусок вырезан, за счет разрастания оставшихся тканей, но это простая физиологическая замена, вызванная

повышенным функциональным стимулом из-за накопления в крови компонентов мочи. Такая замена зависит от роста уже существующих частей тела, и это происходит у человека, когда удаляется одна почка, поскольку другая, как хорошо известно, может затем увеличиться вдвое по сравнению с нормальным размером. Это простая гипертрофия оставшейся части, это не регенерация в морфологическом смысле, и это несопоставимо с восстановлением отрезанной ноги у саламандры или головы у червя, где рост представляет собой не простое увеличение оставшегося обрубка, а новое образование. Это было бы регенерацией, если бы новая почка развилась из остатков почечной ткани или, в случае печени, если бы новые доли выросли на месте тех, которые были отрезаны. Но ни того, ни другого не происходит, и, насколько мне известно, ничего подобного никогда не наблюдалось, не более чем новообразование клеток печени за счет увеличения числа существующих; это, однако, не является регенерацией в морфологическом смысле.

Я упомянул о небольшой способности к регенерации, которой обладает слепой Протей в отношении своих ног или хвоста, и связал это с отсутствием врагов в его малонаселенной пещерной среде обитания. Но то же самое животное может регенерировать свои жабры, когда их откусывают, и это, вероятно, связано с привычкой протей, как и других тритонов с внешними жабрами, грызть жабры своего соседа. Таким образом, способность к регенерации жабр сохранялась даже тогда, когда животные мигрировали в тихие пещеры Крайна и, таким образом, были защищены от нападений других врагов.

У ящериц отрезанная нога снова не отрастает, но ампутированный хвост отрастает, и это имеет вполне определенную биологическую причину, поскольку активное маленькое животное редко будет поймано за ногу каким-либо преследователем, но может быть легко поймано за хвост, который находится далеко позади. Таким образом, хвост приспособлен не только к регенерации, но и к "аутотомии", то есть к легкому отламыванию, когда за него хватаются.

Мы уже видели, что некоторые сегментированные черви обладают очень высокой способностью к регенерации; однако каждая часть не может производить все остальные, и в то время как у *Lumbriculus* любая часть из пяти-девяти сегментов способна отрастить новую голову или хвост, ни десять, ни двадцать, ни все сегменты вместе, если их *разрезать пополам в продольном направлении*, не могут воспроизвести другую половину, и причина этой неспособности заключается не в том, что таким образом животное лишается возможности принимать пищу, поскольку даже разрезанные поперек куски не питаются, пока не вырастут новые голова или хвост. Причина, должно быть, кроется в том факте, что отсутствуют первичные компоненты для такого рода регенерации, и это связано с тем, что продольное расщепление этого цилиндрического и относительно тонкого животного никогда не происходит в естественных условиях и, следовательно, не может быть предотвращено Природой^[1].

^[1] Морган утверждает, что это утверждение неверно, и что *Поясничный отдел* способен к боковой регенерации. Но если мы рассмотрим этот вопрос более внимательно, то обнаружим, что все, что он говорит, - это то, что небольшие промежутки, образовавшиеся при вырезании куска с одной стороны, снова заполняются, в то время как отрезанные куски погибают. Согласно Моргану, если разрезать все животное пополам, погибнут обе половины, или если с одной стороны отрезать "очень длинный кусок", погибнет не только этот кусок, но и

"оставшийся кусок". Таким образом, как я уже говорил, существует существенное различие между регенеративной способностью *поясничного отдела* и способностью *планарии*.

О том, что регенерация такого рода могла быть организована, если бы она была полезной, мы узнаем от планарий среди плоских червей, у которых каждый кусок, вырезанный из тела, большой или очень маленький, из середины, с левой стороны или с правой стороны животного, вырастает в полноценную планарию. Животное можно разрезать пополам в продольном направлении, как показано на рис. 97, и каждая половинка вырастет в целое. Это опять-таки вполне понятно с биологической точки зрения, поскольку эти плоские, мягкие, и легко разрывающиеся животные подвергаются всевозможным повреждениям и, фактически, часто бывают изувечены врагами, которые не в состоянии проглотить их целиком. Фон Грааф нередко находил примеры морских планарий (*Macrostomum*), у которых отсутствовала "часть заднего конца или вся область хвоста вплоть до пищевого канала", а у видов *Monotus* он "очень часто" находил майские экземпляры с расщепленным или отломанным задним концом. Вероятно, преследователями этих плоских червей являются некоторые виды ракообразных, но, во всяком случае, доказано так много, что планарии имеют широкие возможности использовать свою способность к регенерации и что вид получает от этого преимущество в отношении своего сохранения.

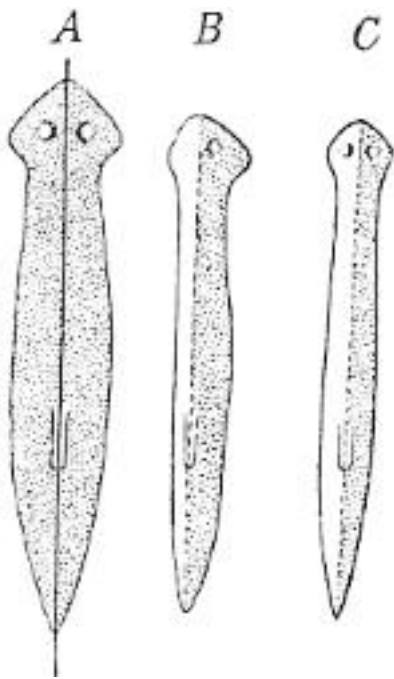


Рис. 97. А, Планария, разделенная на две части продольным разрезом. Каждая половинка может вырасти в целое животное. В, левая половинка в начале процесса регенерации. С, то же самое завершено. После моргана.

В отличие от этого, черви, которые живут внутри других животных и, таким образом, защищены от увечий, такие как знакомые круглые черви (*нематоды*), вообще не обладают способностью к регенерации и не переживают ни продольного, ни поперечного деления.

До недавнего времени считалось, что птицы обладают очень низкой степенью регенеративной способности, и, фактически, они не могут заменить ногу или крыло полностью или частично; но, что в остальном неслыханно среди высших позвоночных, они могут обновить всю переднюю

часть скелета лица, клюв, и действительно могут почти реконструировать его с помощью новых костей и роговых частей. Фон Кеннел сообщил о подобном случае в отношении аиста, и долгое время это оставалось единичным случаем, но несколько лет назад Бордаж показал, что у петухов, которые используются на острове Бурбон для любимого вида спорта - петушиных боев, клюв регулярно обновляется, когда он был отломан или раздроблен. Совсем недавно Барфурт рассказал о случае полного восстановления сломанного клюва у попугая. И все же нас не должно удивлять, что клюв у птиц обладает такой высокой регенеративной способностью, ибо из всех частей тела птицы именно его легче всего травмировать; с его помощью птица защищается от своих врагов и соперников, овладевает своей добычей и разрывает ее на куски, долбит дупла в деревьях (дятел), или лазает (попугай), или роет норы в земле, или строит свое гнездо, и так далее. То, что способность к регенерации может быть развита до такой высокой степени в отношении этой конкретной части тела, в то время как остальные очень важные, но редко повреждаемые части вообще ею не обладают, снова указывает на вывод о том, что способность к регенерации носит адаптивный характер.

Обнаружение случаев, в которых мы не можем распознать эту связь между регенеративной способностью детали и ее важностью или склонностью к повреждениям, не влияет на ситуацию. Такие примеры не уменьшают убедительности положительных случаев, поскольку мы не знаем точных условий, которые могут привести к увеличению регенеративной способности в той или иной части, и, прежде всего, поскольку мы не знаем скорости, с которой может происходить такое увеличение. Если адаптация в целом зависит от процессов отбора, то эти процессы также должны быть способны приводить к увеличению способности к регенерации. С другой стороны, из этого ни в коем случае не следует, что исчезновение способности к регенерации, которая когда-то присутствовала у части, но которая с течением времени стала излишней, должно произойти немедленно посредством естественного отбора. Ибо сама суть естественного отбора заключается в том, что он продвигает только то, что полезно, и удаляет только то, что вредно; над тем, что безразлично, он вообще не властен. Таким образом, из этого следует, что способность к регенерации, когда она когда-то присутствовала в какой-то части, не может быть устранена естественным отбором (личным отбором), поскольку она никоим образом не вредит своему обладателю. Если, несмотря на это, он постепенно уменьшается и вымирает, когда от него больше нет никакой пользы, как, по-видимому, в некоторой степени имеет место в отношении ног и хвоста слепого протей, это должно зависеть от других процессов, от тех, которые обычно приводят к постепенному исчезновению вышедших из употребления частей или способностей. Позже мы попытаемся докопаться до корней этих процессов; пока же нам будет достаточно знать, что, согласно нашему опыту, они протекают чрезвычайно медленно и что потребовались целые геологические периоды, чтобы ноги предков змей исчезли так же полностью, как это было сделано в структуре большинства наших современных змей, в то время как Протей, который мигрировал в пещеры Крайна еще в меловой период, действительно слеп, но все еще сохраняет глаза под кожей, хотя и в дегенеративном состоянии.

Поскольку деградация вышедших из употребления частей и способностей происходит так медленно, нас не должно удивлять, что мы встречаем много частей, которые все еще обладают способностью к регенерации, хотя и защищены от повреждений. Так, Морган обнаружил, что у рака-отшельника конечности, защищенные раковиной моллюска, были столь же готовы к отрастанию, как и те, которые фактически используются для ходьбы, и, следовательно, подвержены возможности нападения, но это ничего не доказывает против вывода, который мы сделали из приведенных выше фактов, согласно которому способность к регенерации

подчиняется закону адаптации. Ибо исчезновение этой способности должно происходить гораздо *медленнее, чем ее рост*. Например, развитие хвостового плавника кита уже давно стало свершившимся фактом, в то время как задние лапы этого колоссального млекопитающего, которые стали бесполезными из-за развития хвостового плавника, все еще скрыты в рудиментарном состоянии в мышцах туловища. Однако эти конечности, должно быть, утратили свое значение для животного именно в то время, когда хвостовой плавник стал более мощным. Таким образом, регресс, должно быть, происходил медленнее, чем прогрессивная трансформация.

Таким образом, ясно, что способность к регенерации не является основным свойством живых существ, встречающимся единообразно у всех видов с одинаково высокой организацией и во всех частях животного в одинаковой степени; это способность, которая встречается у животных одинаковой сложности в столь же различной степени, как и в их частях, и которая явно регулируется приспособлением. Между частями, обладающими способностью к регенерации, и частями, не обладающими ею, должно быть существенное различие; в первых должно присутствовать нечто такое, чего не хватает во вторых, и, согласно нашей теории, это оснащение факторами, определяющими регенерацию, то есть факторами, определяющими части, которые подлежат восстановлению.

Если это действительно так, то это должно быть доказано, по крайней мере, настолько, чтобы мы могли установить, что способность достраивать или переформировывать поврежденную или утраченную часть ограничена и локализована в определенных частях и слоях клеток. Это может быть фактически доказано, как видно из многочисленных случаев, в которых способность к регенерации связана с аутоотомией, то есть с способностью отламывать или сбрасывать часть тела. Даже у червей мы находим эту способность, как мы упоминали ранее, говоря о высокой регенеративной способности *поясничного отдела*. Этот червь размножается летом путем так называемой "шизогонии", то есть путем распада на две, три или более частей, и, по-видимому, не требуется очень сильного стимула, такого как надавливание на конец червя челюстями личинки насекомого, чтобы вызвать этот разрыв; часто это происходит из-за совершенно незначительного трения о землю. Несомненно, способность к регенерации у этого животного настолько велика, что не может быть и речи о локализации первичных составляющих регенерации; почти каждая поврежденная поверхность способна к регенерации.

Но эта локализация хорошо проиллюстрирована на насекомых и ракообразных, которые обладают способностью к самоампутации своих придатков, особенно ног. Еще в 1826 году Маккалл заметил эту замечательную способность у крабов и описал механизм, от которого она зависит. Когда ножка раздражена, например, когда ее зажимают за кончик и крепко держат, она отламывается в определенном месте. Эта линия разрыва проходит посередине короткого второго сустава (рис. 98, *A* и *B*, *s*), как раз между выступами мышц (*me*, *mf*, *m*), которые отходят от этой линии к конечности и в противоположном направлении к стенке тела. Между этими прикреплениями мышц внешний скелет тонкий и хрупкий и образует шов, *s*, который прорывается, когда животное судорожно сокращает мышцы ноги, и, таким образом, прижимает нижний выступ (*a*) к выступу (*b*) первого верхнего сустава. Крабам требуется очень значительное мышечное усилие, прежде чем они смогут отбросить конечность, и поэтому они могут сделать это только тогда, когда они в полной силе.

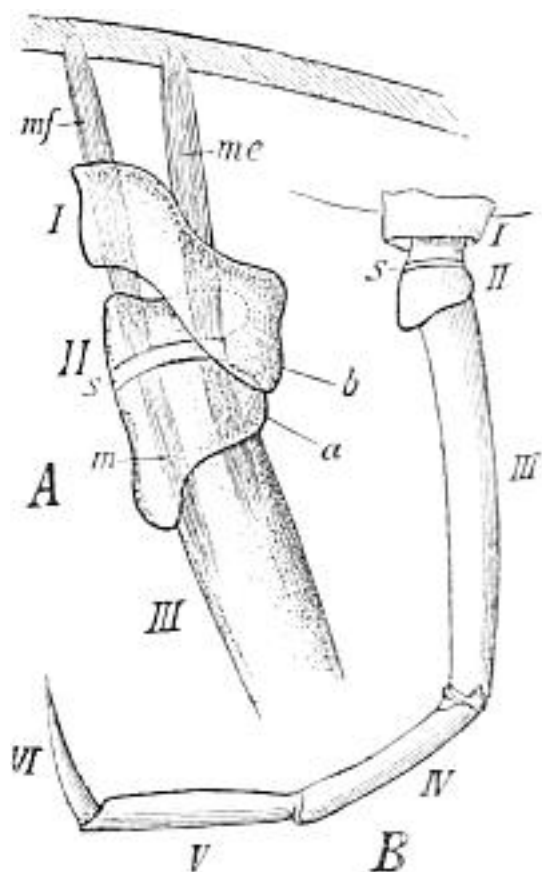


Рис. 98. Нога краба, приспособленная для членовредительства или аутоотомии. А, первые три сустава конечности, I, II, III. s, шов, то есть тонкий участок на втором суставе, который предрасположен к разрыву. mf, мышца-сгибатель, mc, мышца-разгибатель, обе введены по шву. В, вся нога с ее шестью суставами и со швом (s). Слегка увеличен. После Маккаллока.

Здесь мы имеем дело с вполне определенной структурной адаптацией частей к опасности, которая часто повторяется, — полностью попасть во власть врага, захватившего ногу. Внезапным резким выбросом ноги краб избегает этой опасности. Весьма сходные приспособления обнаруживаются у некоторых насекомых, таких как насекомые-палочники или фазмиды, у которых механизм во многом одинаков и находится в почти точно соответствующем месте, а именно на линии, где сходятся второй и третий суставы ноги, "вертел" и "бедренная кость". В данном случае преимущество такого устройства заключается не только в том, что животные таким образом получают возможность убегать от врагов; оно полезно и в другой связи, за знание которой мы должны благодарить Бордажа. Этот натуралист заметил, что фазмиды нередко погибали во время одной из своих многочисленных линек, оставаясь частично закрепленными в сброшенной шелухе. Из 100 фазмид девять погибли таким образом, двадцать две освободились с потерей одной или нескольких ног, и только шестьдесят девять пережили линьку вообще без каких-либо потерь.

То, что линька или облепиха насекомых часто опасна, можно наблюдать в нашей собственной стране, и это знакомо каждому, кто выращивал гусениц. Им тоже часто не удается освободиться от своей "гипсовой" кутикулы, и они погибают, если им не оказать искусственной помощи. Я никогда не наблюдал у них никакой аутоотомии, но у фазмид это, по-видимому, широко используемое "устройство" и поэтому имеет большое значение для сохранения вида.

Конечности, которые таким образом отбрасываются при аутоотомии, снова регенерируются из того места, где они были отломаны, то есть из "шва". Даже более ранними наблюдателями (например, Гудсиром) было замечено, что внутри сустава имеется желеобразная масса клеток, и что развитие новой конечности началось с этого. Можно было бы предположить, что регенерационный зачаток присутствует и в остальной части ноги, но это не так, поскольку животное реагирует на отрыв одного сустава или меньшего количества суставов, чем на шов, не регенерируя оторванную часть непосредственно, а ампутируя всю ногу до шва, а затем на основе этого происходит регенерация всей ноги. В случае *Phasmids* ситуация аналогична, но с той разницей, что регенерация возможна из трех мест: из предплюсневых суставов, из нижней трети большеберцовой кости и, наконец, из шва между бедром и вертелом. Таким образом, в начале предплюсневых суставов имеется зачаток регенерации (*выступ*), другой в большеберцовой кости и третий в "шве", и первый должен быть снабжен, как мы бы выразились, элементами, определяющими пять предплюсневых суставов, второй - также элементами, определяющими нижний конец большеберцовой кости, а третий - всеми элементами, определяющими всю ногу, от "шва" вниз.

В любом случае, регенерация здесь связана с определенными локализованными участками ткани и не является общим признаком всех клеток ноги, и, поскольку она, очевидно, протекает параллельно с другой адаптацией — аутоотомией, — не может быть никаких сомнений в том, что в ней тоже доминирует принцип отбора, и что ее можно не только усилить, но и сконцентрировать в определенных местах и удалить из других. Но это возможно только в том случае, если оно связано с материальными частицами, которые могут присутствовать в ткани или отсутствовать в ней, и которые, следовательно, являются дополнением к обычным основным составляющим живых клеток, хотя сами они не принадлежат к основной организации.

Я мог бы привести еще много примеров локализации регенеративной способности, но ограничусь одним другим, который кажется мне особенно поучительным, потому что он впервые был истолкован как указание на существование адаптивного принципа в организме, принципа, который всегда создает то, что полезно. Я имею в виду регенерацию хрусталика у личинки тритона.

Г. Вольф, ярый противник теории отбора, попытался решить ту же проблему, которая стояла передо мной в моих экспериментах по регенерации внутренних органов тритонов, то есть он попытался ответить на вопрос, способны ли органы, которые никогда не подвергаются повреждению или полному удалению в условиях естественной жизни и на которые, следовательно, не могли повлиять в этом направлении процессы отбора, тем не менее к регенерации. Он удалил хрусталик из глаза личинки тритона и увидел, что за короткое время он сформировался заново, и из этого он заключил, что здесь "впервые проявляется новая адаптивность", и что, следовательно, адаптивные силы должны доминировать в организме. Некоторым казалось, что нынешняя теория о "механическом" происхождении жизненно важных приспособлений была поколеблена этим, и провозглашение старой "жизненной силы" казалось неизбежным. И в самом деле, если бы тело действительно было способно заменять после искусственного повреждения части, которые никогда не подвергаются повреждению в естественных условиях, и делать это самым красивым и подходящим образом, тогда ему ничего не оставалось бы, как, по крайней мере, рассматривать способность к регенерации как первичную силу живых существ и думать об организме как о кристалле, который неизменно

завершает себя, если его повредить в какой-либо части. Но мы должны спросить, так ли это на самом деле.

Что делает регенерацию хрусталика особенно удивительной, так это тот факт, что у полностью сформировавшегося животного она должна возникать способом, отличным от того, которым она развивается у эмбриона, то есть она должна формироваться из другого клеточного материала. У эмбриона он возникает в результате пролиферации и инвагинации эпидермального слоя клеток для встречи с так называемым "первичным" зрительным пузырьком, растущим из мозга, — способ развития, который, конечно, не может быть повторен в измененных условиях у полностью развитого животного. Следовательно, реконструкция органа должна происходить по-другому, и если бы организм действительно был способен в самый первый раз, когда хрусталик был удален, отреагировать таким образом, чтобы полностью соответствовать цели, и таким образом вдохновить определенные клетки, которые до этого выполняли другие функции, создать хрусталик безупречной красоты и прозрачности, у нас были бы основания подозревать, что почти все наши предыдущие концепции были ошибочными, и вернуться к вере в *spiritus rector* в организме.

Но удаление хрусталика в этих экспериментах ни в коем случае не было беспрецедентным явлением! Достаточно верно, что тритоны в их бассейнах не подлежат операции по поводу катаракты, но из этого не следует, что хрусталик никогда не подвержен повреждению и, следовательно, не может быть приспособлен для регенерации. Он может быть выкушен вместе с остальным глазом водяными жуками или другими врагами, и еще во времена Боннета и Блюменбаха (1781) было известно, что глаз тритона возобновится, если его вырезать, учитывая, что осталась небольшая часть луковицы. Но если бы это было устранено, то возможности регенерации были бы исчерпаны. Таким образом, до первого искусственного удаления хрусталика должен был существовать механизм регенерации, с помощью которого был реконструирован глаз с его хрусталиком, и это зависит от характеристик клеток самого глаза — он локализован в глазу, и без наличия кусочка ткани глаза регенерация не может произойти. Неужели же это так уж примечательно, что хрусталик должен быть заменен, когда он удален искусственно без остальной части глаза? Механизм для его восстановления существует и приводится в действие независимо от того, будет ли удален хрусталик отдельно или другие части глаза. Следовательно, нам не нужно предполагать существование целенаправленной или адаптивной силы; более уместно выяснить, где следует искать механизм регенерации, который наводит на такой вывод.

Определенный ответ на этот вопрос дан в подробной экспериментальной работе, недавно опубликованной Фишелем. Это подтверждает то, что Вольфф уже обнаружил, а именно, что вещество нового хрусталика развивается из клеток, покрывающих заднюю поверхность радужки, то есть из клеток сетчатого слоя глаза. Сначала край зрачка начинает реагировать на раздражитель травмы (удаление хрусталика); его клетки увеличиваются, становятся прозрачными, в то время как ранее они были заполнены темным пигментом, и, наконец, они пролиферируют. Таким образом, они образуют клеточный пузырь, подобный эктодермальному пузырьку, из которого возникает хрусталик у эмбриона, и в него врастают уже упомянутые клетки сетчатки из задней стенки радужки, которые удлиняются и располагаются, образуя так называемые "хрусталиковые волокна", от формы, расположения и прозрачности которых зависит функция хрусталика. Это достаточно удивительно, но не более удивительно, чем то, что на отрезанном обручке ноги тритона выросла целая ступня или что из оставшегося фрагмента

вырос целый глаз. Здесь, опять же, мы не знаем процессов, которые вызывают расположение клеток и их часто многообразную локально обусловленную дифференцировку, короче говоря, мы не знаем *сущностной природы регенерации*. Но тем временем мы можем попытаться выяснить, с какими группами клеток связана регенерация в конкретных случаях, чтобы знать, где природой размещены жизненно важные частицы, "детерминанты", которые обуславливают регенерацию.

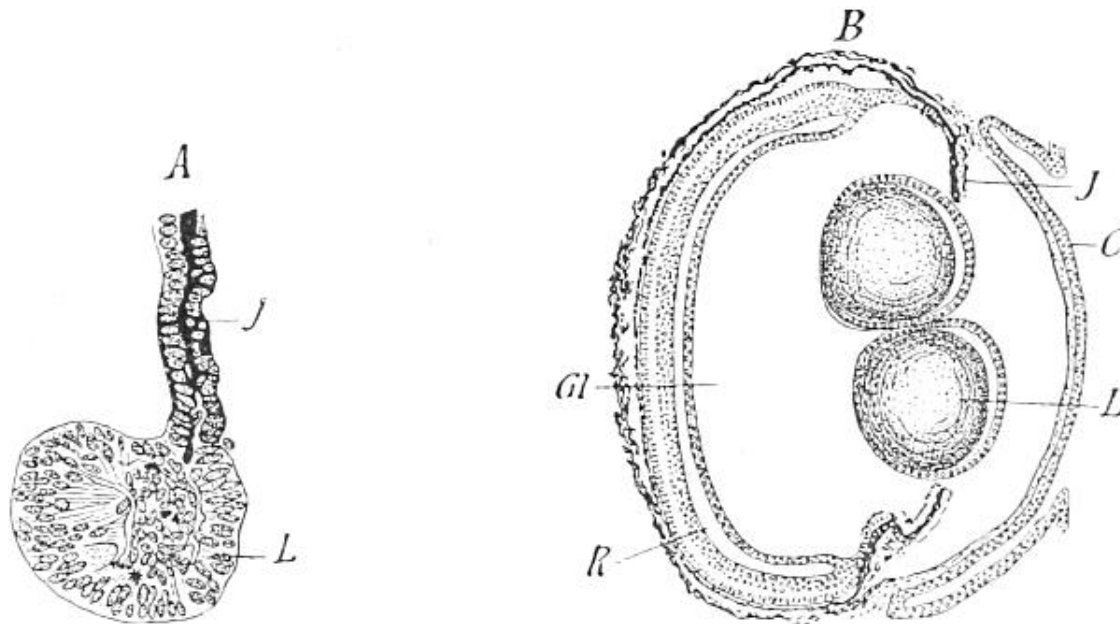


Рис. 99. Регенерация хрусталика в глазу тритона. А, разрез через радужную оболочку (J); из ее края и задней поверхности (сетчатки) сформировался зачаток нового хрусталика (L) после искусственного удаления старого. В, разрез глаза после повторной регенерации хрусталика (L) из двух областей радужной оболочки. Gl- стекловидное тело. J - радужная оболочка. С - роговица. R, сетчатка. В честь Фишеля.

В данном случае на этот счет не может быть никаких сомнений: это клетки на задней стенке и краю радужки. И уж точно не *отсутствие* хрусталика приводит к его обновлению, как это было бы неизбежно, если бы это происходило из-за доминирования адаптивной силы. Если хрусталик не удалять, а просто вдавить обратно в стекловидное тело, заполняющее полость глаза, то все равно из раздраженного края зрачка образуется новый хрусталик. И если случайно этот край был раздражен в двух местах во время извлечения хрусталика, то образуются две маленькие линзы (рис. 99, В). Действительно, некоторые из них могут начать развиваться на задней стенке радужки, хотя и не достигают полного развития; на механическое раздражение любой части этого клеточного слоя реагируют образованием хрусталиков. Это, несомненно, избавляет от "мистического нимба", который ослеплял бы нас новой силой жизни, всегда создавая то, что уместно. Перед нами адаптация к восприимчивости глаз тритонов к травмам, которая, как и все адаптации, является лишь относительно совершенной, поскольку при обычных условиях повреждения глаза она приводит к образованию пригодного хрусталика, но при необычных условиях - к непригодным конструкциям. Это в точности то же самое, что и в случае с животными инстинктами, которые все "рассчитаны" на *обычные* условия жизни, но в необычных условиях могут действовать совершенно неподходящим для необходимой цели

образом. У муравьиного льва есть инстинкт зарываться задом в песок, и он совершает те же самые надавливающие движения задом наперед, когда его помещают на стеклянную тарелку, в которую он не может просунуть кончик брюшка. То же самое можно сказать и о сверчке-кроте, который совершает свои обычные копательные движения передними лапами даже на стеклянной тарелке. Настенная пчела накрывает свою ячейку, когда она отложила в нее яйцо, но она делает это, даже если яйцо предварительно вынуть или если в дне ячейки проделать отверстие, чтобы мед, который должен послужить пищей личинке, когда она выйдет из яйца, закончился (Фабр). Ее инстинкт рассчитан на то, чтобы *один* раз наполнить ячейку медом и *один* раз отложить в нее яйцо, потому что такие нарушения, которые мы можем вызвать искусственно, не происходят или происходят очень редко в естественных условиях. Фактов такого рода бесчисленное множество, поскольку любой инстинкт и любая адаптация могут при определенных обстоятельствах сбиться с пути и стать неуместными. Это должно быть учтено теми, кто все еще упорно выступает против теории отбора, поскольку в этом заключается одно из наиболее убедительных доказательств ее правильности. Адаптации могут возникать только в отношении большинства случаев, а вариации, которые полезны только в отдельном случае, должны, согласно принципу, снова исчезнуть. Адаптация всегда означает установление того, что является уместным в среднем числе случаев.

Следовательно, неадекватная реакция края радужной оболочки на искусственный двойной стимул дает дополнительные основания рассматривать регенерацию как адаптивный феномен. Если бы это было результатом адаптивной силы, это никогда не могло бы быть неуместным; и если бы это было действием общей и первичной силы организма, это было бы проявлено как близкородственной лягушкой, так и тритоном. Но у лягушки удаление хрусталика приводит только к мешковидной пролиферации клеток края радужки, которые образуют не прозрачный хрусталик, а непрозрачное скопление клеток, которое полностью разрушает зрение. Таким образом, похоже, что лягушке больше не требуется способность, которой обладали ее предки, восстанавливать утраченный хрусталик.

ЛЕКЦИЯ XXI

РЕГЕНЕРАЦИЯ (продолжение)

Филетическое происхождение регенеративной способности—Высвобождающие стимулы регенерации—Образование дополнительных голов и хвостов у планарий (Фойгт)—Регенерация у морских звезд—Атавистическая регенерация у насекомых и ракообразных—Прогрессивная регенерация—Регенерация уходит корнями в дифференциацию организмов—Ядерное вещество одноклеточных организмов является первым органом для регенерации—Конечные корни регенерации.

В предыдущей лекции мы рассмотрели множество различных форм регенерации и признали их адаптивными явлениями; теперь мы должны выяснить, как возникли такие регенерации-адаптации, и это очень сложный вопрос даже в целом, в то время как в частных случаях на него в настоящее время часто нет ответа. Что касается последнего обсуждаемого случая,

регенерации хрусталика в глазу Тритона, то наши гипотезы потребовали бы вернуться ко временам примитивных позвоночных с непарным глазом, поскольку хрусталик парного глаза позвоночных, от млекопитающих до низших рыб, возникает в процессе эмбрионального развития не из клеток сетчатки, а всегда из эпителия роговицы, как недавно показали тщательные исследования Рабля. Верно, что непарный теменной глаз некоторых рептилий формирует хрусталик из клеток слоя сетчатки, но было бы трудно продемонстрировать возможность генетической связи между ним и парными глазами, а пока мы должны воздержаться от разработки гипотезы о происхождении удивительной способности, которой обладают клетки сетчатки, превращаться в волокна хрусталика.

Но легче составить некую картину происхождения и адаптации способности к регенерации в целом.

Мы увидели, что способность к регенерации части тела может быть локализована, и что она принадлежит не всем клеткам тела, а только некоторым из них, и мы должны спросить, как и с помощью каких шагов она была передана этим клеткам. Способность зависит от обладания первоначалом регенерации (*Anlage*), и это опять же, в нашем способе выражения, состоит из определенного комплекса детерминант, а поскольку детерминанты являются продуктами эволюции и, следовательно, жизненно важными единицами, возникшими исторически, они нигде не могут внезапно возникнуть заново у вида, но должны быть выведены прямо или косвенно из единственной основы, которая у каждого вида образует отправную точку индивидуума, то есть у многоклеточных организмов из зародышевой плазмы яйцеклетки. Из него в конечном итоге может быть выведен детерминантный комплекс каждого зачатка регенерации.

Мы можем думать об этом так: все детерминанты зародышевой плазмы изменяются, растут медленно или быстро и при определенных обстоятельствах могут удваиваться. Таким образом, возникает то, что мы могли бы назвать "нештатными" детерминантами, которые не требуются при первичном построении организма из яйцеклетки и которые могут оставаться в неактивном состоянии в ядрах определенных клеток, готовые стать активными при определенных обстоятельствах и заново произвести ту часть, которую они контролируют. Такая идиоплазма-регенерация сначала окажется в более молодых клетках определенного органа, но вполне возможно, что под влиянием отбора она может постепенно переместиться в другие клетки более позднего происхождения или, наоборот, в другие клетки, занимающие менее внешнее положение, так что, например, рудимент-регенерация пальца тритона может содержаться не только в клетках кисти, но и в клетках предплечья или даже плеча.

Но все такое разделение детерминантных групп не могло происходить, как мы, возможно, склонны думать, на периферии в самом органе во время его развития; оно должно происходить в зародышевой плазме яйцеклетки, поскольку в противном случае оно не могло бы передаваться по наследству и не могло бы направляться и модифицироваться процессами отбора, как это имеет место на самом деле, как я покажу более подробно позже.

Я уже указывал на важность роли высвобождающих стимулов в регенерации, и не только внеорганизменных стимулов, таких как сила тяжести, но прежде всего внутриорганизменных стимулов, то есть влияний, оказываемых таинственным образом другими частями тела животного на те части, которые находятся в процессе регенерации. Это большая заслуга современного направления в теории эволюции, что оно продемонстрировало важность таких

внутренних влияний. Хотя мы все еще далеки от того, чтобы определить, каким образом действуют эти влияния, мы можем сказать так много, что существенно зависит от характера и степени потери, какие части воспроизводятся регенерирующими клетками, а также от положения и направления поврежденной поверхности, с которой начинается регенерация. Влияния, все еще совершенно недоступные нашему пониманию, которые оказывают на регенерирующую часть неповрежденные части, составляют освобождающие стимулы, которые вызывают активность той или иной детерминанты, содержащейся в идиоплазме регенерации.

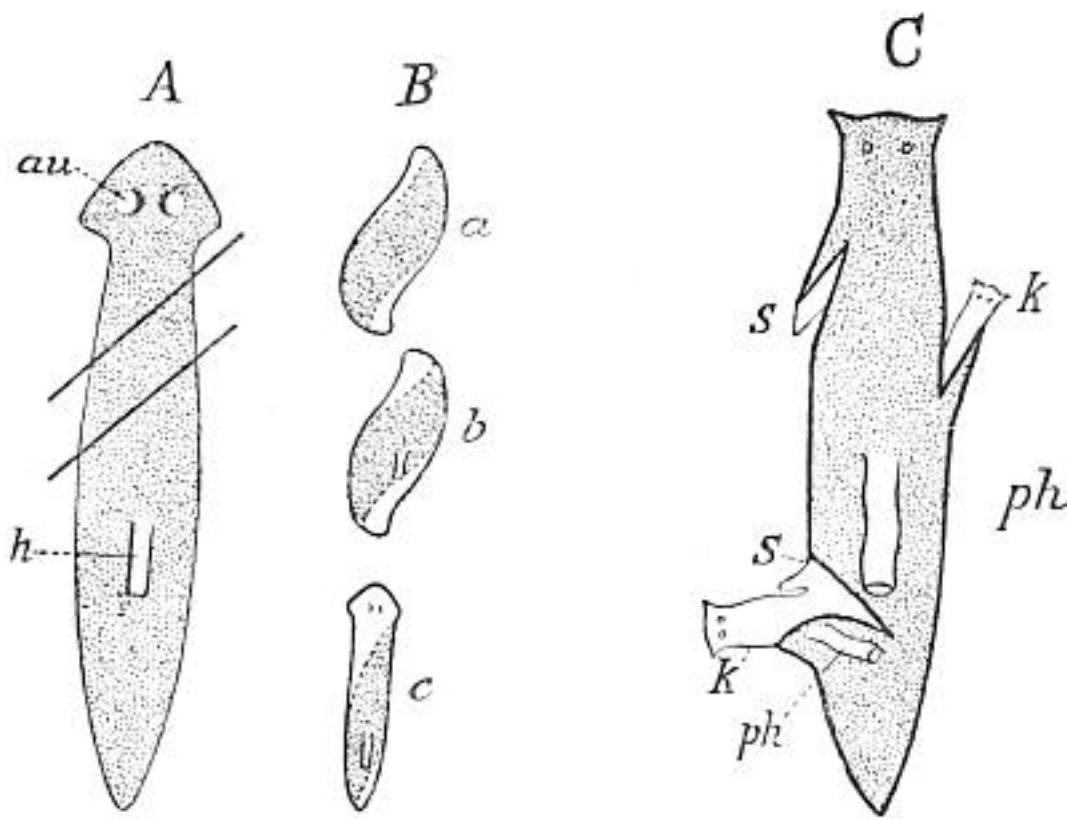


Рис. 100. Регенерация планарий. А, животное, разделенное на три части двумя косыми разрезами. В, фрагменты(а, b, с) в процессе регенерации. С, животное с различными косыми надрезами по краю тела, которые вызвали новое формирование головы (k), хвостов (s) и глотки (ph). А и В в честь Моргана; С в честь Вальтера Фойгта.

Вальтер Фойгт с помощью серии интереснейших экспериментов показал, что возможно не только вызвать развитие новой головы у планарий путем их разрезания, в этом случае хвост может вырасти из передней части, а голова - из задней, но также возможно у интактного животного, то есть животного, имеющего и голову, и хвост, вызвать образование второй головы или второго хвоста, или обоих сразу, в любой части края тела по желанию, в зависимости от направления разреза. Если край туловища срезать наклонно вперед (рис. 100, А), образуется дополнительный хвост (С, s), если его срезать наклонно назад, образуется дополнительная голова (С, k), и таким образом у одного и того же животного может получиться несколько голов и несколько хвостов. Таким образом, очевидно, что взаимодействие, в первую очередь, клеток поверхности среза, но, вероятно, также и клеток, расположенных глубже, определяет, какие детерминанты должны вступить в действие, детерминанты головки или детерминанты хвоста, но

и те, и другие должны присутствовать на каждой части среза. Насколько глубоко под поверхностью разреза клетки участвуют в этом определении, мы не можем определить, но то, что это не может быть связано с сотрудничеством всех частей, ясно, по крайней мере, в этом случае, поскольку животное все еще обладает своими первоначальными головой и хвостом. Полученные таким образом дополнительные орлы и решки доказывают, во всяком случае, что здесь не может быть и речи о выражении адаптивного принципа, *spiritus rector*, или жизненной силы, которая всегда создает то, что хорошо, но что это скорее чисто механический процесс, который протекает совершенно независимо от того, что полезно или невыгодно, и что он должен протекать этим курсом в соответствии с данным механизмом регенерации и стимулом, подаваемым в конкретном случае. Нельзя предположить, что эти нештатные головы и хвосты являются целенаправленными, но кто мог бы ожидать адаптивной реакции от животного в подобном случае, поскольку порезы такого рода, которые мы делаем искусственно и которые должны оставаться открытыми искусственно для развития деформаций, вряд ли встречаются в природе, а если и встречаются, то очень быстро закрываются снова? Адаптации могут развиваться только в ответ на условия, которые возникают и повторяются в большинстве случаев, и тогда, когда они приводят к полезному результату, то есть к сохранению вида. Адаптивность организма слепа, он не видит индивидуального случая, он принимает во внимание только случаи в массе и действует так, как должен действовать после того, как механизм однажды был выработан. Случай тот же, что и с "аберрантными" или ошибочными инстинктами, происхождение которых посредством отбора доказано более четко, поскольку мы должны признать такой инстинкт чистым механизмом, а не результатом целенаправленных сил.

При регенерации планарий мы должны думать о регенерационной идиоплазме как о содержащей полный комплекс коллективных детерминант трех зародышевых листков, и, возможно, мы должны добавить к этому клетки с полной зародышевой плазмой для образования репродуктивных клеток. Но когда регенерируется ампутированный хвост тритона, или его нога, или рука морской звезды, или клюв птицы, у нас нет оснований предполагать, что клетки, из которых начинается регенерация, содержат всю зародышевую плазму, поскольку детерминант заменяемых частей достаточно, чтобы объяснить факты. Мы должны даже оспорить возможность присутствия всей зародышевой плазмы в этом случае, потому что способность к регенерации соответствующих клеток на самом деле больше не является общей, а ограничивается воспроизводством определенной части. Это проявляется в том факте, что у морских звезд, чья высокая регенеративная способность хорошо известна, центральный диск тела действительно может давать начало новым плечам[2]; но вырезанная рука, к которой не прилипает ни одна часть диска, у большинства морских звезд не способна дать начало телу. Таким образом, рука не содержит в своих ячейках детерминант диска, но последний содержит детерминанты руки. Нас не удивляет, что ампутированный хвост саламандры не воспроизводит всего животного, но это может быть только потому, что отсутствуют движущие силы для регенерации всего животного, то есть что поверхность разреза содержит только детерминанты хвоста, а не полную зародышевую плазму. Здесь могут возразить, что часть хвоста слишком мала, чтобы дать начало всему телу, но у планарий из искусственных надрезов вырастают только очень маленькие головы и хвосты, и то же самое верно для морских звезд, когда остались только одна рука и небольшой кусочек диска. Несмотря на небольшое количество живого вещества, имеющегося в их распоряжении, и хотя поначалу они неспособны принимать пищу, они выпускают очень маленькие новые ручки (рис. 101), заживляют поврежденную

поверхность и, после реконструкции рта и желудка, начинают питаться заново. Затем новые руки могут вырасти до нормального размера.

[2] Теперь я вижу, что существуют противоречивые утверждения по этому делу. Возможно, это зависит от различного поведения разных видов, а это - от разной частоты нанесения увечий. Морские звезды, обитающие на берегу между скалами, например, на подвижных камнях волнореза, очень часто бывают изувечены; в некоторых местах редко можно найти экземпляр без следов бывших ран. Х. Д. Кинг насчитал среди 1944 экземпляров *Asterias vulgaris* 206 в процессе регенерации части, то есть 10,76%. В случае с глубоководными морскими звездами этой причины травмы, конечно, не существует.

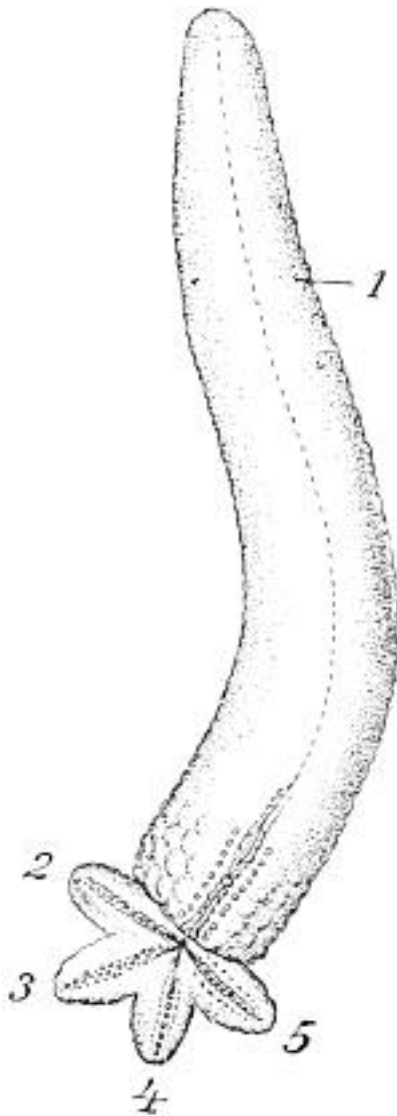


Рис. 101. Рука морской звезды, отращающая четыре новых рукава; так называемая "форма кометы". По Геккелю.

Следовательно, мы должны предположить, что во многих случаях зачаток регенерации состоит из клеток, которые содержат только определенный комплекс детерминант в форме скрытой регенерации-идиоплазмы, как, например, определенные клетки хвоста Тритона содержат детерминанты хвоста, определенные клетки его ножки - детерминанты ножки и так далее. Во

многих случаях мы можем говорить даже более точно и определить, из каких клеток будут сформированы нервные центры, из каких мышцы и из какого недостающего участка пищевого канала, как это недавно было показано Францем фон Вагнером в отношении *поясничного червя*, регенеративная способность которого столь необычайно высока. Затем мы должны приписать каждой из соответствующих клеток механизм регенерации - идиоплазму, которая включает только соответствующий комплекс детерминант.

Мне не нужно здесь вдаваться далее в подробности, но я все же хотел бы показать, что на самом деле, как я предполагал в отношении регенеративной способности части тела, корень регенеративной идиоплазмы лежит в зародышевой плазме, что она присутствует там как независимая детерминантная группа и, подобно любому другому зачатку организма (*наследственности*), должна передаваться из поколения в поколение. Это предположение необходимо, как уже указывалось, на том основании, что способность к регенерации является наследственной и наследственно изменчивой, следовательно, на том же основании, на котором основана вся теория детерминант. Детерминанты регенерации должны содержаться *как таковые* в зародышевой плазме, иначе двоякое филетическое развитие не могло бы произойти, как это действительно произошло во многих частях. Хвост ящерицы приспособлен для аутомии; он отламывается, когда его держат за кончик, и это зависит от особого приспособления позвоночных, которые очень хрупкие в определенной плоскости, начиная с седьмого и далее. Таким образом, это очень эффективная адаптация к преследованию врагами. Схваченный хвост остается у преследователя, но сама ящерица убегает, и хвост отрастает снова. Но эта регенерация происходит не так, как у эмбриона; не образуются новые позвоночные, а только "хрящевая трубка", новая структура, заменяющая позвоночный столб; спинной мозг с его нервами также не регенерируется, и расположение чешуек несколько иное.

Этот последний пункт, в частности, указывает на то, что детерминанты регенеративного рудимента могут следовать по своему собственному независимому филогенетическому пути, поскольку такое расположение чешуи регенерированного хвоста является атавистическим, то есть соответствует более примитивному способу расположения чешуи у этих ящеров. Мы знаем довольно много случаев, подобных этому. Нередко случается, что отрезанные части регенерируют, но делают они это не в современной форме, а в той, которая, по всей вероятности, филетически старше. Таким образом, ноги различных прямокрылых, таких как тараканы и кузнечики, легко регенерируются, но у них предплюсна состоит из четырех суставов вместо пяти[3], а длиннопалые клешни креветки (*Atyoida potimirim*) заменены более старым короткопалым типом когтей, в то время как у аксолотля вместо ампутированной четырехпалой вырастает атавистическая пятипалая рука.

[3] Новые исследования, специально направленные на этот счет Р. Годельманом, показали, что "в подавляющем большинстве случаев" регенерированные ножки фазмиды (*Bacillus rossia*) демонстрируют четырехсуставную предплюсню; но регенерация пяти суставов также происходит, хотя только после аутомии и только в семи из пятидесяти случаев (*Archiv für Entwicklungsmechanik*, Bd. xii, высота 2, июль 1901 г.). Зачатки регенерации у этого вида, по видимому, находятся в процессе медленного продвижения к пятисуставному типу.

Этот последний случай показывает, что разница между регенерированной частью и оригиналом объясняется не просто меньшей скоростью роста, поскольку здесь регенерируется больше, чем присутствовало ранее. Для этого не остается ничего, кроме предположения, что

детерминанты регенерации остались на более низком филетическом уровне, в то время как детерминанты, которые направляют эмбриогенез, изменились и либо развились дальше, либо регрессировали. Легко понять, что зародыш регенерации должен изменяться филетически намного медленнее, чем части, которые эволюционировали обычным путем, и намного медленнее, чем детерминанты этих частей, поскольку естественный отбор означает отбор наиболее приспособленных, и скорость, с которой достигается установление вариации, зависит, *при прочих равных условиях*, от числа особей, которые подвергаются отбору в отношении изменяющейся части. Если из миллиона видов, живущих в одно и то же время, девять десятых погибнут случайно, останется только 100 000, из которых можно отобрать 1000, которые, как мы предположим, составляют нормальную численность вида. Чем больше из этих 100 000 человек обладают полезной вариацией, тем выше будет процент обычно выживающих 1000 человек, обладающих ею, и тем быстрее будет увеличиваться полезная вариация. Но когда речь идет о вариации регенеративного начала, отбор будет происходить не среди всех 100 000 особей, которых пощадил случай, а только среди тех из них, которые случайно потеряли конечность и, таким образом, в состоянии регенерировать ее более или менее полностью. Если предположить, что это происходит в 10 процентах случаев. в большинстве случаев отбор для улучшения регенерационного аппарата будет происходить только среди 1000 особей, и, таким образом, процесс модификации регенерационного зачатка должен происходить гораздо медленнее, чем процесс модификации самой конечности.

Я вообще не понимаю, как противники теории зародышевой плазмы могут объяснить эти факты, поскольку апелляция к внешним воздействиям здесь совершенно бесполезна, а к внутренним высвобождающим стимулам недостаточна, поскольку они должны отличаться после отсечения части от тех, какими они были при нормальном развитии конечности, а также отличаться от тех, которые преобладали при нормальном происхождении конечности у предковых форм. Четырехсуставная предплюсна у предков наших тараканов возникла не в результате ампутации. Следовательно, мы не можем избежать отнесения процессов регенерации к особым "детерминантам регенерации", которые содержатся в зародышевой плазме и передаются в онтогенезе вместе с другими детерминантами от клеточного деления к клеточному, пока, в конечном счете, не достигнут клеток, которые должны реагировать или, возможно, должны будут реагировать на повреждающий стимул посредством некоторого проявления своей регенеративной способности. Поскольку эти детерминанты, как было показано, часто могут лишь в незначительной степени подвергаться влиянию процессов отбора, они во многих отношениях будут отставать в филетическом развитии и, как правило, будут принадлежать к предковому типу соответствующей части. Они часто надолго остаются на этом наследственном уровне и всегда приспособляются к новым требованиям медленнее, чем те части, которые возникают обычным путем, и детерминанты, представляющие их в зародыше. Но детерминанты регенерации *age* изменчивы, и, действительно, они передаются по наследству и независимо от структуры нормальных частей. Таким образом, они следуют своим собственным путем филетического развития, и одного этого факта достаточно, чтобы обеспечить предпочтение теории зародышевой плазмы перед другими, которые были предложены до сих пор. Никто из них даже не пытался объяснить этот факт; скорее, была тенденция ставить его под сомнение. Это, однако, может быть сделано самое большее только в отношении объяснения регенераций как атавистических, конечно, не в отношении прогрессивных изменений регенерированной части, таких, какие были установлены Лейдигом и Фрейссом в отношении хвоста ящерицы. Можно усомниться в том, что у самых примитивных насекомых было только четыре

предплюсневых сустава, но никто не оспаривает кайногенетическое отклонение хвоста ящерицы.

Я интерпретировал способность к регенерации как вторичную и приобретенную, а не как первичную способность всего живого, и я хотел бы обосновать это по-другому.

Давайте вернемся к простейшему из мыслимых организмов, который, должно быть, представлял собой начало жизни на нашей земле, и мы увидим, что он не обязательно обладал какой-либо особой способностью к регенерации, потому что для организма без дифференциации частей рост эквивалентен регенерации. Но рост является прямым результатом одного из основных свойств живой субстанции - способности к ассимиляции. Это не может быть адаптивным явлением и не может возникнуть в результате отбора, потому что отбор предполагает размножение, а размножение - это всего лишь периодическая форма роста; но рост непосредственно вытекает из ассимиляции. Фундаментальные свойства живого вещества, прежде всего диссимиляция и ассимиляция, которые обуславливают метаболизм, должны были существовать с самого начала, когда возникло живое вещество, и должны зависеть от его уникального химико-физического состава. Но способность к регенерации могла быть приобретена только тогда, когда организмы стали качественно дифференцированными, так что каждая часть больше не была похожа ни на одну другую часть, ни на целое. Как только будет достигнута эта стадия, способность к регенерации обязательно разовьется, если будет происходить дальнейшее размножение. Ибо, когда каждый фрагмент больше не мог стать целым путем простого роста, необходимо было создать какое-то устройство, посредством которого каждый фрагмент должен был получать в виде первичных составляющих то, чего ему не хватало, чтобы составить целое. Мы не знаем первого начала этой адаптации, но в своем дальнейшем развитии она проявляется в форме "ядерного вещества", заключенного в ядре клетки, и, как хорошо известно, в настоящее время ее можно обнаружить у всех одноклеточных организмов. Мы уже видели, что ядро там предшествует регенерации в том смысле, что без его части клеточная сома не способна завершить себя в одиночку, и объяснение этого факта, как мне всегда казалось, заключается в том, что невидимо мельчайшие жизненно важные единицы, связанные с регенерацией поврежденной части, покидают ядро и вызывают развитие недостающих частей по законам и силам, все еще неизвестным нам. Леб недавно заявил, что ядро является органом окисления клетки; но если это правда, это все равно не исключает возможности того, что ядро также и в первую очередь является хранилищем материальных носителей первичных составляющих вида. Это следует рассматривать как таковое, когда мы вспоминаем феномен амфимиксиса в его двойственных аспектах, таких как конъюгация и оплодотворение, и его очевидный результат среди высших организмов, где он подразумевает смешение родительских качеств.

Таким образом, "ядерное вещество" одноклеточных организмов является для нас первым очевидным органом регенерации, и прежде всего для нормальной регенерации, которая имеет место при каждом размножении, например, инфузории. Ибо мы уже видели, что при поперечном делении трубчатого животного (*Stentor*) в передней части должна заново развиться задняя половина, в то время как в задней половине должна развиться гораздо более сложная передняя половина с областью рта и спиральными полосами ресничек. Но как только была разработана схема нормального размножения, как только появилось ядро в качестве хранилища "первичных составляющих", это подразумевало возможность регенерации в

исключительных случаях, то есть после повреждения. Механизм уже был там, и он приводился в действие, как только какая-то часть животного пропадала.

Следовательно, именно в первом ядре мы должны искать источник всех регенеративных способностей, как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов. Но с появлением последнего произошло ограничение, либо в самом начале, либо немного позже, поскольку каждое ядро клеточной колонии больше не содержало всего комплекса "первичных составляющих" или детерминант вида, но, во многих случаях, ими обладала только репродуктивная клетка. Как только это начало складываться в единое целое путем клеточного деления, детерминантный комплекс был выделен. Таким образом, возникли первые клеточные колонии с двумя типами клеток, как мы видели в случае с *Volvox*- репродуктивные клетки с полным оборудованием для регенерации в их ядре и соматические клетки с ограниченным оборудованием для регенерации в их ядрах. Соматическая клетка больше не могла заново дать начало всему организму, а могла только воспроизводить саму себя или подобных ей.

Но поскольку многие из низших многоклеточных и *Metaphyta* обладают *способностью к почкованию*, то есть способны не только производить нового человека из определенных клеток—репродуктивных клеток — с половой дифференцировкой или без нее, но и из других групп клеток, они должны содержать весь комплекс детерминант, относящихся к реконструкции организма, и мы должны спросить, как это согласуется с дифференцировкой многоклеточного организма, различные виды клеток которого зависят, согласно нашей интерпретации, от того факта, что они контролируются различными клетками. определяющие факторы.

Очевидно, что есть только один выход из этой трудности, и мы уже указывали на тот, что, хотя диффузная способность к регенерации, на которую мы только что ссылались, проявляется у видов, демонстрирующих геммацию, это не исключает контроля клетки специфическим детерминантом; другие детерминанты могут содержаться в клетке, однако в состоянии, в котором они на нее не влияют, то есть в неактивном или латентном состоянии.

Таким образом, мы также приходим к нашему более раннему предположению о том, что неактивная вспомогательная идиоплазма передается всем или, по крайней мере, многим поколениям клеток. Только у растений это обязательно должна быть полноценная зародышевая плазма, а у низших растительных форм, как у *Caulerpa* среди водорослей, у *Marchantia* среди печеночников, она должна присутствовать почти во всех клетках, согласно экспериментам по регенерации, проведенным Рейнке и Вехтингом. Но у многоклеточных животных, которые развиваются из двух разных зародышевых листков, снабженных разным комплексом детерминант, почкование возникает в результате комбинации по меньшей мере двух различных видов клеток, и мы должны приписывать каждому из них только свой особый детерминантный комплекс в виде регенерации-идиоплазмы. Высшие растения показывают нам, что хорошо выраженная сила бутонизации не обязательно связана с высокой регенеративной способностью, гистологически специализированные клетки среди них не будут содержать неактивной зародышевой плазмы, потому что они в ней не нуждаются. Но у животных способность к почкованию, вероятно, всегда сочетается с высокой регенеративной способностью, как показано, прежде всего, полипами и медузоидами, и иным образом гребневидными, которые не проявляют почкования и в то же время очень слабой регенеративной способности, хотя они обладают организацией, едва ли более высокой, чем у гидромедуз. У гребенофоров каждая из первых сегментирующих клеток при искусственном

разделении дает только половину зародыша, и из этого мы можем заключить, что она не содержит полной зародышевой плазмы в неактивном состоянии или, по крайней мере, очень мало, и уж точно не в достаточном количестве, чтобы сделать ее легко регенерируемой.

Однако, несомненно, способность к регенерации существует отдельно от способности к почкованию, однако это никоим образом не противоречит теории. Как мы видели, высокую способность к регенерации можно обнаружить у многих животных, которые встречаются только как "личности", а не как колонии или стаи, но только у тех, которые легко подвержены повреждению, и только способом, обусловленным их повреждением. У высших многоклеточных способность к регенерации становится все более ограниченной, а у млекопитающих она сводится к простому заживлению ран.

Если мы проведем обзор предположений, которые мы были вынуждены сделать с точки зрения теории, объясняющей развитие зародышевых клеток, почкование и регенерацию, то покажется противоречивым предположение, что, с одной стороны, определенным клеточным сериям должна быть предоставлена полная зародышевая плазма в виде неактивной вспомогательной идиоплазмы, а с другой, что очень многие клетки, по крайней мере, в низших многоклеточных, должны были получить идиоплазму для почкования, а еще более многочисленные клетки - для регенерации. Но очевидно, что у низших многоклеточных идиоплазма почкования и идиоплазма регенерации эквивалентны; та же самая идиоплазма, которая, высвобождаясь под действием неизвестных нам стимулов, взаимодействует с двумя или тремя зародышевыми слоями при образовании почки, вызывает, в ответ на известный стимул повреждения, регенерацию поврежденной части. Но зародышевые клетки никогда не могут возникнуть в многоклеточных организмах из частичной идиоплазмы почкования или регенерации-идиоплазмы, потому что это не полная зародышевая плазма, и потому что она может дать начало почкованию или регенерации только благодаря сотрудничеству двух или более видов клеток, в то время как зародышевые клетки всегда происходят из *одной* клетки и никогда не возникают в результате слияния клеток. Таким образом, зародышевые клетки могут возникать только из клеток зародышевого пути, и никаким другим способом, независимо от того, находятся ли зародышевые пути в эктодерме, как у гидромедуз, или в энтодерме, как у настоящих медуз (*Ascalephae*) и гребневиков, или в мезодерме, как у многих высших групп животных. Это только на первый взгляд кажется, что эти клетки принадлежат к одному определенному слою, ибо в действительности они уникальны в своем роде, и им просто помогает в их развитии тот или иной клеточный слой, от которого они нередко освобождаются, как это особенно заметно у гидромедусов. Как мы уже говорили, только у растений мы должны думать о почковании как о возникновении из клеток, содержащих полную зародышевую плазму, поскольку здесь нет "зародышевых слоев", соответствующих таковым при развитии животных, и клетки "точки роста" должны быть снабжены полной зародышевой плазмой. Растение, подобно подвою гидроидов и колонии сифонофорных, спасается от гибели, несмотря на частую потерю своих представителей, главным образом благодаря тому, что оно способно производить практически в любой части над землей почки, которые развиваются в новые побеги с листьями и тому подобное. Это делает излишней способность к регенерации отдельных листьев и цветочных частей, но в то же время это подразумевает, что по всей поверхности растения должно быть распределено огромное количество клеток, каждая из которых при определенных обстоятельствах может стать отправной точкой бутона. Иными словами, каждый из них должен содержать в латентном состоянии полную зародышевую плазму, необходимую для производства целого растения.

Следовательно, мы должны предположить, что у высших колониобразующих растений зародышевая плазма содержится в очень многих клетках, возможно, во всех, которые не дифференцированы гистологически, а иногда даже в тех, которые дифференцированы гистологически, как, например, в листьях бегоний. Следовательно, я предполагаю, что у высших растений процесс развития подразумевает выделение детерминантных комплексов зародышевой плазмы, но что это происходит на поздней стадии и что в гораздо большей степени, чем у животных, индивидуум или "личность" несет в себе зародышевую плазму в латентном состоянии. К этому следует отнести тот факт, что растение не только способно восполнить свои потери в сучьях и ответвлениях, выпуская новые побеги, но и то, что черенки, то есть отделенные побеги, также способны укореняться и в целом давать начало тому, что необходимо для саморазвития в соответствии с положением рассматриваемой части. В онтогенезе животных мы также должны предположить, что требуется освобождающий стимул для пробуждения детерминант к активности, что этот стимул следует искать во влиянии, оказываемом строением клетки на содержащуюся в ней идиоплазму, и что это строение, в свою очередь, подвержено влияниям внешних условий, включая саму клеточную сому. Следовательно, мы можем предположить, что и у растений зародышевая плазма, скрытая во многих клетках, становится активной полностью или частично только в зависимости от влияний, оказываемых на нее состоянием клетки в данный момент; но это зависит от внешних обстоятельств, в зависимости от того, подвергается ли клетка воздействию света или находится под землей, в зависимости от того, как на нее влияют сила тяжести, влажность, химические раздражители и так далее.

На это могут возразить, что было бы проще вообще не предполагать разделения зародышевой плазмы на детерминантные комплексы, чтобы объяснить процесс развития, а скорее приписать каждой клетке полное оснащение зародышевой плазмой от начала до конца онтогенеза и приписать различия в клетках, которые обуславливают структуру растения и его дифференцировку, исключительно различным воздействиям, внешним и внутренним, которым подвергается клетка и которые вызывают активность одних детерминант в одной части, а других - в другой. Возможно, ботаники с большей готовностью примирились бы с этой идеей, но мне кажется, что есть два момента, которые говорят против возможности того, что она верна. Во-первых, далеко не установлено, что каждая клетка высших растений способна давать начало, при благоприятных условиях, совершенно новому растению; каждое дерево и каждое высшее растение имеет множество клеток в своих листьях, цветках и так далее, которые не могут этого делать, которые фактически дифференцированы в одном определенном направлении, то есть они содержат только один вид детерминант, подобно гистологически дифференцированным клеткам тканей человеческого тела. Во-вторых, помимо растений существуют и другие организмы, и теория развития не может быть основана на явлениях, наблюдаемых только среди растений, так же как и теория наследственности. Существуют очевидные различия в процессах жизнедеятельности растений в отличие от процессов жизнедеятельности животных, но маловероятно, что существует какое-либо совершенно фундаментальное различие. Однако несомненно, что клетки, образующие ткани высших животных, нервные, мышечные и железистые клетки, действительно дифференцированы в одном направлении и совершенно неспособны ни при каких обстоятельствах вырасти в целостный организм, и даже из одного этого мы могли бы заключить, что они содержат только одно начало, или детерминанту. Должны ли мы тогда предположить, что сосудистые клетки, клетки эпидермиса, древесные клетки и так далее высших растений, которые также дифференцированы в одном направлении, тем не менее

содержат полную зародышевую плазму? Я не вижу никаких оснований для такого предположения.

Чтобы завершить то, что можно сказать о возрождении, мы должны вернуться к вопросу об окончательном объяснении этого удивительного явления. Я вообще отказался пытаться дать какое-либо объяснение, потому что пока не считаю возможным дать достаточное, но я хотел бы, по крайней мере, указать направление, в котором мы должны его искать.

Мы предположили, что существует регенерирующая идиоплазма и, следовательно, что в определенных местах тела есть "первичные составляющие", но как получается, что они способны восстанавливать утраченные части в нужной ситуации и деталях? Вполне можно было бы придумать теоретическую формулу, согласно которой детерминанты последовательных частей тела активизировались бы последовательно и, таким образом, освобождали бы друг друга в соответствующей последовательности, но от этого было бы мало толку, тем более что то, что мы уже знаем о отрастании ног и пальчиков у Тритона, не согласуется с таким предположением. Мне кажется более важным — хотя даже здесь мы все еще должны быть очень расплывчатыми в отношении деталей — признать, что во всех жизненно важных единицах действуют силы, которые мы еще не знаем ясно, которые связывают части каждой единицы друг с другом в определенном порядке и соотношении. Мы были вынуждены предположить наличие таких сил даже в отношении низших единиц, биофоров, поскольку в противном случае они не могли бы быть способны к размножению путем деления, от которого зависит весь органический рост, если только мы не должны предположить, как это сделал Нагели, непрерывное *зарождение* определенных видов биофоров (его "мицелл"). Но позже, когда мы будем говорить о самопроизвольном зарождении, мы увидим, что не можем согласиться с таким предположением. Если, таким образом, мы не можем представить себе силу разделения, возникающую изнутри и зависящую исключительно от роста посредством ассимиляции, то без таких притягивающих и отталкивающих сил или "жизненных сродств" внутренние части неизбежно приходили бы в беспорядок при каждом разделении. Поэтому мне кажется, что такое "сродство" должно действовать на *всех этапах* жизни жизненно важных единиц, не только в биофорах, но и в клетке, и в "человеке", а также в определителе и идентификаторе. Верно, что "люди" обычно больше не обладают способностью к размножению путем деления, но у растений и низших животных многие обладают ею; и способность давать начало заново определенным частям, очевидно, является частью этой способности удваивать целое путем деления. Таким образом, конечные корни возрождения должны лежать в этом "сродстве" между частями, которое определяет их устройство и способно поддерживать его и давать начало ему заново. В этом отношении организм представляется нам кристаллом, осколки которого всегда восстанавливаются из маточного щелока после той же системы кристаллизации, очевидно, и в этом случае в результате действия определенных внутренних управляющих сил, полярностей, которые и здесь мы не в состоянии точно определить. Но разница между организмом и кристаллом заключается не только в том факте, что кристаллу требуется маточный щелок для завершения своего существования, в то время как жизненная единица сама добывает материал для своего дальнейшего роста; она заключается также в том факте, что такая регенерация возможна не в каждом организме и не в каждом месте, а в том, что необходимы особые "первичные составляющие", без которых соответствующая часть не может возникнуть. Незаменимость этих первичных составляющих, детерминант, как мне кажется, зависит от того факта, что новая структура не может быть построена простым приобретением органического материала, но что необходимы специально обтесанные камни, разные в

каждом конкретном случае, которые могут быть получены только в результате исторической передачи, или, если отбросить метафору, потому что жизненно важные единицы, из которых должен быть реконструирован орган, обладают специфическим характером и имеют за собой долгую историю; таким образом, они могут возникнуть только из таких жизненно важных единиц, которые передавались из поколения в поколение, то есть из детерминант. Но эти первичные составляющие даются различным формам жизни в очень разной степени и в очень неравном распределении, и, насколько мы можем видеть, в зависимости от их пригодности для достижения цели.

ЛЕКЦИЯ XXII

ДОЛЯ РОДИТЕЛЕЙ В ВОСПИТАНИИ ПОТОМСТВА

id являются "наследственной плазмой"—Редуцирующее деление приводит к разнообразию зародышевой плазмы в зародышевых клетках—"Неотаксис" Боллеса Ли даже в первичных зародышевых клетках—Наблюдения Геккера о стойком различии материнских и отцовских хромосом—Идентичные близнецы—Индивидуальность определяется при оплодотворении—Неравная доля id в определении потомства—Преобладание одного родителя в составе потомства—Определенные id предков остаются неизменными в зародыше—плазма потомков—Борьба биофоров—Чередование наследственных последовательностей в частях потомства—Реверсия—Дурман—гибриды—Полосатость у лошади—Трехпалые лошади—Новые эксперименты Корренса и Де Фриз—Ксении по гибридизации растений.

Что касается феноменов регенерации и почкования, мы не смогли сделать гораздо большего, чем подвести их под формулу, которая согласуется с теорией зародышевой плазмы. Но иначе обстоит дело с реальными явлениями наследования в ограниченном смысле, например, в отношении передачи индивидуальных особенностей *от родителя к ребенку*. Здесь теория действительно расширяет наше понимание и позволяет нам глубже проникнуть в причины явлений; здесь это уже не просто "теория чемоданов".

Мы хорошо знаем, особенно из наблюдений за собой, то есть за Человеком, что дети в паре часто похожи друг на друга, но никогда не бывают одинаковыми, и что один ребенок часто похож на одного родителя, другой - на другого, в то время как третий может демонстрировать смешение обоих родителей. Как это происходит? Поскольку зародышевая субстанция обоих родителей происходит от зародышевой субстанции яйцеклетки, из которой они сами произошли, и, следовательно, должна быть одинаковой во всех зародышевых клетках, которые они дают начало, — новые детерминанты не могут быть добавлены, а старые не могут быть удалены, и вариации детерминант, возможность которых допускается, все равно не привели бы непосредственно к знакомому смешению сходства с двумя родителями, но в лучшем случае дали бы начало чему-то новому и странному.

Здесь теория помогает прояснить ситуацию. Мы оказались вынуждены предположить, что зародышевая плазма состоит из ids, то есть эквивалентных порций зародышевой плазмы,

каждая из которых содержит все виды детерминант, относящихся к формированию индивида, но каждый из этих видов в особой индивидуальной форме. Я уже называл эти ids "наследственной плазмой", и этот термин вполне уместен, поскольку при каждом оплодотворении равное количество ids от отца и от матери объединяется в яйцеклетке, так что ребенок формируется из ids двух его ближайших "предков". Но поскольку идентификаторы родителей происходят от идентификаторов бабушек и дедушек, а те, в свою очередь, от идентификаторов прабабушек и дедушек, идентификаторы на самом деле являются идиоплазмой предков.

Однако это выражение очень часто понималось неправильно, как будто оно должно было означать, что id сохранили *неизменный* характер своих соответствующих предков на все времена, и мне даже приписывали предположение, что наши собственные id все еще состоят из детерминантных комплексов наших рыбоподобных или даже амба-подобных предков. Но в действительности ни один идентификатор точно или полностью не соответствует типу, то есть всему существу любого из предков, в зародышевой плазме которого он ранее содержался, поскольку у каждого из предков в его зародышевой плазме было много идентификаторов, и вся его конституция определялась не каким-либо одним из них в отдельности, а взаимодействием их всех. Индивид, возникающий из зародышевой клетки, обязательно должен быть результатом всех id, составляющих его зародышевую плазму, но, несомненно, доля, принимаемая некоторыми из них, может быть намного большей, чем доля, принимаемая другими. Также ясно, что, если мы оставим в стороне любые возможные вариации со стороны ids, каждая из них принадлежит не только одному предку, но и целому ряду предков и должна была принимать участие в их развитии, так что это не идиоплазма какого-либо конкретного предка, а только предковая плазма в общем смысле. В этом смысле мы вполне можем сохранить обозначение "наследственная плазма" для идентификатора.

Таким образом, по нашему мнению, зародышевая плазма состоит из идентификаторов, каждый из которых содержит все детерминанты всего онтогенеза, но обычно в индивидуально различном качестве.

Возвращаясь на мгновение к процессам, посредством которых осуществляется редукция хромосом, то есть ядерных стержней зародышевой плазмы в яйцеклетке и сперматозоидах, мы напоминаем тот факт, что это происходит при двух последних делениях зародышевой клетки, так называемых "созревающих делениях". В них ядерное вещество, как мы видели, разделяется между двумя дочерними ядрами способом, совершенно отличным от обычного, поскольку продольное расщепление стержней, полос или сфер в экваториальной плоскости ядра не занимает много времени. место, но половина количества стержней перемещается в правое, а половина - в левое дочернее ядро без предварительного деления, так что в каждом дочернем ядре количество стержней уменьшается до половины (рис. 76).

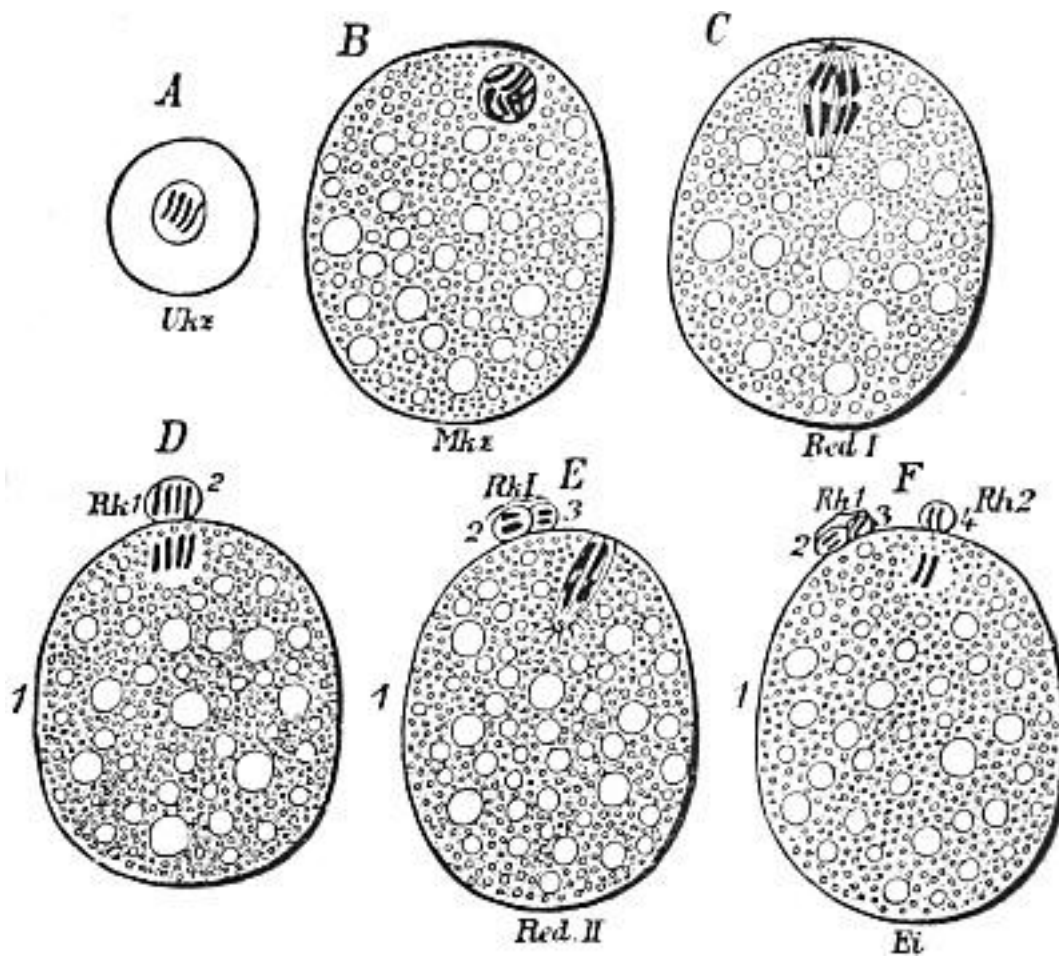


Рис. 76. Схема созревающих отделов яйцеклетки. *A*, примитивная зародышевая клетка. *B*, мать-яйцеклетка, которая выросла и удвоила количество своих хромосом. *C*, деление первого созревания. *D*, сразу после этого; *Rk1*, первая направляющая ячейка или полярное тело. *E*, второе веретено созревания сформировано; первое полярное тельце разделилось на два (2 и 3); четыре хромосомы, оставшиеся в яйцеклетке, лежат во втором направляющем веретене. *F*, сразу после второго созревающего деления; 1 - зрелая яйцеклетка; 2, 3 и 4 - три полярные клетки, каждая из этих четырех клеток содержит две хромосомы.

Хотя распределение стержней таким образом происходит дважды подряд, нормальное количество, как мы уже видели, не уменьшается до четверти, потому что задолго до появления первого созревающего деления произошло дублирование стержней посредством продольного деления, и, таким образом, первое деление отличается от обычного делением тем, что расщепление стержней происходит не в процессе деления, а задолго до этого. Только второе созревающее деление отличается от всех других известных нам ядерных делений, поскольку оно вообще не связано с каким-либо расщеплением стержней, но переносит половину существующих стержней в каждое дочернее ядро. Это деление, сокращающее время, благодаря которому количество стержней уменьшается наполовину[4].

[4] Недавние исследования показали, что редукция хромосом не всегда происходит в точном соответствии с указанной здесь схемой, но во многих случаях она отличается от нее. Но поскольку исследования по этому вопросу еще ни в коем случае не завершены, мне нет

необходимости углубляться в этот вопрос дальше; конечный результат в любом случае один и тот же.

Это численное сокращение должно, однако, иметь другие последствия; оно должно сделать зародышевые клетки одного и того же индивидуума качественно непохожими, то есть в отношении их ценности для наследования. Предположим, что только четыре хромосомы палочковидной формы ("иданты") являются ядерными элементами вида, две из которых, *A* и *B*, происходят от матери, а две другие, *C* и *D*, от отца, последнее созревающее деление может, насколько мы можем видеть, привести либо к удалению комбинации *A* и *B* из *C* и *D*, либо *A* и *C* из *B* и *D*, или *A* и *D* из *B* и *C*; таким образом, в любой одной зародышевой клетке возможна одна из шести различных комбинаций палочек. Что то же самое, у одного и того же индивидуума могут развиваться шесть различных видов зародышевых клеток, отличающихся своими наследственными первичными составляющими. Поскольку эта новая комбинация, или, как мы можем это назвать, неотаксис элементов зародышевой плазмы, происходит как у самок, так и у самцов, существует вероятность того, что при оплодотворении из зародышевых клеток одних и тех же двух родителей может возникнуть $6 \times 6 = 36$ особей с разными первичными компонентами. Конечно, число возможных комбинаций очень значительно возрастает пропорционально нормальному количеству палочек, ибо с восемью из них оно достигает 70, а с шестнадцатью - 12 870; таким образом, число особей, различающихся по унаследованным первичным составляющим, было бы огромным, поскольку каждое из 70 или из 12 870 различных наследственных смешений яйцеклетки могло бы объединиться в процессе амфимиксиса с 70 или 12 870 различными сперматозоидами, так что 70×70 и $12\,870 \times 12\,870$ потомков, индивидуально отличающихся по своим первичным составляющим, могли бы произойти от одних и тех же двух родителей. Говорят, что у человека шестнадцать ядерных стержней; так что в его случае могло произойти последнее упомянутое число родительских наследственных смешений. Это может показаться непропорционально большим числом по сравнению с небольшим числом детей у человеческой пары, но мы не должны судить на основании случая только Человека, а у растений и животных, которые мы уже обсуждали, число потомков намного больше и часто огромно. Мы видели, какое значение имеет эта кажущаяся расточительность со стороны природы, ибо без нее адаптация к изменившимся условиям жизни была бы невозможна, поскольку, если бы рождалось только столько людей, которые могли бы достичь размножения, никакого отбора наиболее приспособленных не могло бы произойти. То же самое было бы, если бы все детеныши вида были похожи друг на друга, и даже если бы все потомки одной пары были похожи, эффективный отбор был бы исключен, поскольку можно было бы отобрать только столько особей, сколько было пар родителей. Легко понять, что отбор работает эффективнее, чем больше число потомков того или иного вида и чем больше они отличаются друг от друга. Таким образом, увеличивается вероятность того, что выпадет наилучшая из возможных комбинаций символов.

Хотя мы не можем подсчитать, сколько особей с различными комбинациями признаков требуется для работы естественному отбору, чтобы направлять эволюцию вида[5], мы можем понять, что только максимально широкий выбор может обеспечить возникновение и поддержание наилучшей возможной адаптации всех частей и органов. Именно в том факте, что в каждом поколении образуется такой огромный избыток особей, заключается возможность таких интенсивных процессов отбора, которые должны происходить постоянно, если мы хотим объяснить приспособление всех частей тела. Ибо, если бы среди тысяч потомков фертильного вида каждая сотня была похожа между собой, эти сотни имели бы, насколько это касалось

естественного отбора, ценность только одного варианта. Но такая всесторонняя адаптация, которая действительно существует в структуре видов, требует как можно большего числа вариантов; она требует, чтобы каждая особь представляла собой *особый комплекс наследственных признаков*; то есть чтобы все оплодотворенные зародышевые клетки пары обладали индивидуально хорошо выраженными признаками.

[5] По этой причине я оставил количество id-комбинаций, приведенных выше, без изменений, хотя, согласно самым последним исследованиям процессов созревания, они, вероятно, слишком высоки, поскольку все мыслимые комбинации на самом деле не встречаются. Нас здесь интересует не столько точное число, сколько принцип.

Обоснование этого постулата становится еще более ясным, если мы примем во внимание как мужские, так и женские половые клетки. Давайте подумаем об огромном количестве сперматозоидов, которые вырабатываются многими животными, и даже самыми высшими из них — почти неисчислимо большом количестве, которое, безусловно, превышает миллионы. Предположим, что в организме Человека может быть 12 870 миллионов сперматозоидов, тогда при шестнадцати идентификаторах и при одинаково частом возникновении всех возможных комбинаций зародышевой плазмы — их было бы 12 870 - будет по миллиону каждого типа, содержащих идентичную зародышевую плазму. Опасность того, что несколько яйцеклеток будут оплодотворены идентичными сперматозоидами, отнюдь не мала.

Поэтому нас не может удивлять, что Природа использовала другие средства для обеспечения перегруппировки идентификаторов. Простейшим средством было бы, если бы перед каждым делением примитивных зародышевых клеток ядерные стержни должны были делиться, и если бы разделенные половинки были неравномерно перемешаны, то при образовании следующего ядерного веретена получилось бы совершенно новое расположение половинок. Но, по крайней мере, у животных это определено не так; процессы сокращения ограничены созревающими отделами.

Несколько лет назад Ишикава заметил, что при конъюгации *Noctiluca* ядра двух животных сближаются, но не сливаются, хотя при последующем делении ведут себя как единое ядро. В этом случае *отцовское и материнское ядерное вещество остаются раздельными* (Рис. 83, том i, стр. 317). С тех пор тот же феномен неоднократно наблюдался у многоклеточных животных, сначала Геккером, затем Рюккертом у веслоногих моллюсков, а затем Конклином у яиц брюхоногого моллюска (*Crepidula*). Но все эти наблюдения относились только к более ранним стадиям сегментации яйцеклетки - до двадцати девяти клеток, и нельзя было утверждать, что различие отцовских и материнских хромосом сохранялось до более поздних этапов онтогенеза. Профессор Геккер, однако, теперь сообщает мне, что ему удалось проследить эту обособленность у веслоногого моллюска (*Canthocamptus*) не только от начала сегментации до примитивной половой клетки, но и через ее деления вплоть до материнской яйцеклетки[6]. Таким образом, теперь мы можем предположить, что отцовское и материнское наследственные тела остаются различными не только в течение некоторого времени, но и на протяжении всего развития, факт, который подтверждает наше предположение о независимости ядерных стержней, несмотря на их очевидное разрушение в ядерном ретикулуме "покоящегося" ядра. Это новое знание проливает свежий свет в другом направлении; оно доказывает нам, что замечательные и сложные процессы, происходящие в ядре во время созревания делений, действительно имеют то значение, которое я давным-давно

им приписал[7], а именно осуществление максимального разнообразия смешения отцовских и материнских наследственных элементов. Геккер показал, что во время второго созревания-деления отцовская и материнская хромосомы больше не объединены каждая в особую группу, а находятся разбросанными по ядру и впоследствии снова собираются вместе, образуя две по-разному объединенные группы.

[6] С тех пор, как это было написано, Геккер опубликовал свои результаты. См. *Anatom. Anzeiger* xv (1902), p. 440.

[7] Смотрите мое эссе, *Амфимиксис*, Йена, 1891.

Если бы это было не так, если бы материнская и отцовская хромосомы оставались отдельными, то редуцирующее деление привело бы к тому, что только одна из этих групп достигла бы каждой из зародышевых клеток, и, таким образом, каждая зрелая яйцеклетка или сперматозоид содержали бы либо только отцовские, либо только материнские наследственные тела. Но это сделало бы невозможным возврат к более чем трем поколениям назад, а поскольку такие возвраты, несомненно, происходят, мы должны заключить, что имеют место многочисленные новые комбинации отцовских и материнских хромосом. Очевидно, это происходит во время созревания -деления, по крайней мере, у многоклеточных.

Чем больше палочек или свободных индивидуальных идентификаторов у вида, тем многочисленнее возможные комбинации. Действительно ли встречаются все математически возможные комбинации - это другой вопрос, на который я пока не хотел бы отвечать утвердительно; но в любом случае *фактическое* количество комбинаций у вида с большим количеством ядерных элементов будет больше, чем у вида с небольшим количеством, и в этом отношении те виды, у которых *id* встречаются в виде независимых гранул, будут иметь преимущество перед теми, у которых они объединены в стержни или полосы (*idants*). Эти последние, однако, дают нам лучшую возможность вывести новые комбинации идентификаторов, хотя сами идентификаторы внешне не отличаются друг от друга.

Я должен воздержаться от более подробного описания этих в высшей степени интересных процессов прямо сейчас. Настолько очевидно, что Природа использует *различные средства*, чтобы добиться повторного объединения и в то же время уменьшения идентификаторов в течение двух "сокращающих разделений". Это подтверждается фактом, недавно установленным Монтгомери, что у многих групп животных сокращение происходит в результате *первого* созревающего деления. Опирирует ли он на этой стадии кольцами, бандажами, двойными стержнями, X-образными структурами, группами из четырех (тетрадами) и так далее, все это служит одной и той же цели - более или менее основательной реорганизации наследственных жизненно важных единиц. Я убежден, что новые исследования этих процессов, если бы они были предприняты с этой точки зрения, привели бы к очень важным результатам[8]. Было бы важно выяснить, насколько велики возникающие при этом вариации, поскольку весьма вероятно, что они различаются по степени у разных групп животных. Даже объединение идентификаторов в стержни (*idants*) указывает на то, что некоторые виды могут быть более консервативными, чем другие, в поддержании своих *id*-комбинаций, и что среди них будет большая стойкость в наследственных комбинациях признаков (т. е. "типа" родителей). Если бы нам удалось глубже проникнуть в эти процессы, мы, вероятно, также поняли бы, почему в определенных человеческих семьях наследственные признаки передаются более чисто и более стойко, чем в других семьях, с которыми они смешались, и так далее. Вполне возможно, что

постоянство характера объясняется тем фактом, что идентификаторы, которые когда-то объединились в стержни, прочно держатся вместе, поскольку мне никоим образом не кажется невозможным, что индивидуальные различия должны возникать даже в этих самых деликатных процессах.

[8] С тех пор, как это было написано для первого издания, количество наблюдений за этим процессом значительно увеличилось, и дискуссии относительно их точной интерпретации идут полным ходом; мы окружены множеством новых наблюдений, фактов и объяснений, так и не придя к последовательной и унифицированной теории. Несколько натуралистов, таких как Бовери, Геккер, Уилсон и другие, предприняли попытки интерпретации, но они во многих пунктах противоречат друг другу. Поэтому здесь невозможно подробно рассмотреть этот вопрос; следует ожидать дальнейшего света от новых наблюдений. Однако мы можем сказать, что не только случайность управляет перестановкой хромосом во время редуцирующих делений; *сродство* также играет определенную роль; между хромосомами существует более сильное или более слабое притяжение, которое помогает определить их относительное положение друг к другу.

Но давайте вообще оставим в стороне эти более интимные вопросы и обратим наше внимание на более очевидные и менее деликатные явления, и мы обнаружим, что перестановка идентификаторов (неотаксис), которую мы только что обсудили, дает простое объяснение обычно наблюдаемому феномену различий между индивидами! Каждая особь отличается от любой другой, не только в случае Человека, но и во всех видах, у которых мы можем судить о различиях, и это верно не только для потомков разных родителей, но даже для потомков одних и тех же родителей.

Конечно, различия между двумя братьями или двумя сестрами зависят не только от наследственной основы, но отчасти и от внешних условий, которые влияли на них с момента эмбрионального развития. Предположим, что из двух братьев, возникших из идентичных зародышевых клеток, один становится моряком, другой портным; нас не удивит, если в свои пятьдесят лет мы обнаружим, что они очень разные: один обветренный и загорелый, другой бледный; один мускулистый, прямой и энергичный, другой слабый и с горбатой осанкой. Одни и те же первичные составляющие развиваются по-разному в зависимости от условий, которым они подвергаются. Но два брата все равно будут похожи друг на друга чертами лица, цветом волос, формой глаз, ростом и пропорциями конечностей, возможно, даже родинкой, больше, чем любые другие человеческие существа из их собственной или любой другой семьи, и это сходство будет зависеть от идентичности первичных наследственных составляющих, от сходной идентификационной комбинации зародышевой плазмы.

Сам человек является особенно хорошим примером в пользу этой интерпретации в случае с так называемыми "однойяцевыми близнецами". Хорошо известно, что есть два вида близнецов: те, которые не поразительно похожи, а часто и очень разные, и те, которые похожи до такой степени, что их можно принять друг за друга. У последних сходство может заходить так далеко, что родители находят необходимым отмечать детей каким-нибудь внешним признаком, чтобы их постоянно не путали. Теперь у нас есть все основания полагать, что близнецы первого вида происходят из двух разных яйцеклеток, а близнецы второго вида происходят из одной яйцеклетки, которая после оплодотворения разделилась на две яйцеклетки. Это нередко

происходит у рыб и других животных, и мы можем вызвать это искусственно у ряда видов, экспериментально разделив два первых бластомера.

Таким образом, мы имеем здесь случай абсолютной идентичности зародышевой плазмы у двух особей, поскольку идентификационная комбинация двух яйцеклеток, полученных в результате одного и того же процесса оплодотворения, должна быть в точности одинаковой. То, что в таком случае, несмотря на неизбежные различия во внешних воздействиях, которым близнецы подвергаются начиная с внутриутробной жизни, должна возникнуть такая высокая степень сходства, является фактом большой теоретической важности. Исходя из теории зародышевой плазмы, мы можем очень хорошо понять это, поскольку, согласно теории, только точно схожие комбинации идентификаторов могут дать начало идентичным особям.

Но мы узнаем больше из появления однояйцевых близнецов. Прежде всего, они доказывают, что вся будущая особь определяется при оплодотворении, или, выражаясь теоретически, что *id*-состав зародышевой плазмы является решающим для всего онтогенеза. Можно было бы предположить, что комбинация идентификаторов может снова измениться в ходе развития и что большее размножение одних, чем других, может происходить на определенных стадиях развития или в результате определенных случайных внешних воздействий. Можно было бы подумать, что между *id* шла борьба в том смысле, что некоторые из них были подавлены и отложены в сторону. Все подобные предположения рушатся перед фактом однояйцевых близнецов, который учит нас, что идентичная зародышевая плазма вызывает онтогенез, который протекает своим чередом так же регулярно, как два хронометра, которые сконструированы и регулируются одинаково.

Но когда я говорю, что борьба *id* в смысле материального устранения некоторых из них невозможна, я ни в коем случае не собираюсь утверждать, что влияние, оказываемое каждым отдельным *id* на ход развития, может быть несоразмерным влиянию, оказываемому другими, а при некоторых обстоятельствах и вовсе очень несоразмерным. Я должен воздержаться сейчас от подробного обсуждения этой темы, но я хотел бы дать хотя бы представление о том, что я имею в виду.

Если зародышевая плазма состоит из *id*, то эти *id* в совокупности должны определять структуру, всю индивидуальность — скажем, вкратце, "тип" потомства; это результат всех различных движущих сил, которые содержатся в различных *id*. Если бы все они были одинаково сильны и действовали в одном направлении, все они обязательно имели бы одинаковую долю в результирующем факторе развития, "типе" ребенка. Но это не тот случай.

Многочисленные эксперименты по гибридизации двух видов растений научили нас, что потомки такой гибридизации обычно сохраняют среднее значение между предковыми видами; но это не всегда так, поскольку у многих гибридов признаки одного вида, будь то отцовский или материнский, преобладают в молодом растении.

Еще яснее мы видим то же самое в Человеке, чьи дети далеко не всегда сохраняют посредничество между характерами двух родителей, но часто напоминают одного — отца или мать — гораздо сильнее, чем другого.

Как можно теоретически объяснить этот факт? Должны ли мы приписывать идентификаторам отца или матери большую определяющую силу? Не исключая такого предположения как по *априорным* причинам недопустимого, я склонен полагать, что оно нам не требуется для

объяснения *этого* феномена. Ибо, если мы исходим просто из факта преобладания одного родителя, то из этого непосредственно следует, что не все идентификаторы контролируют тип дочернего элемента, пусть причина отказа от сотрудничества некоторых из них будет какой угодно. Но если в этом случае только часть идентификаторов, содержащихся в зародышевой плазме, определяет тип, то этой комбинации идентификаторов достаточно, чтобы сделать дочернего ребенка похожим на одного из родителей, например, на отца, и, следовательно, половины количества идентификаторов достаточно при некоторых обстоятельствах для определения дочернего организма, принимая как должное, что односторонность наследования является полной, чего на самом деле никогда не бывает. Но половинного числа идентификаторов может быть достаточно только в том случае, если оно включает те же комбинации идентификаторов, которые определили тип в случае отца; как только один или несколько идентификаторов этой конкретной комбинации заменяются другими, одной отцовской зародышевой плазмы недостаточно, чтобы вызвать полное сходство у ребенка.

Но при редукции происходит изменение расположения идентификаторов, и возникает новая комбинация, и, таким образом, каждая зародышевая клетка получает свою определенную группу идентификаторов. Таким образом, может случиться так, что в одной конкретной клетке сперматозоида содержится точно такая же группа идентификаторов, как и та, которая определила тип отца, и что то же самое верно для конкретной яйцеклетки в отношении типа матери. Давайте теперь предположим, что встречаются сперматозоид и яйцеклетка, которые содержат обе группы идентификаторов, определяющих тип отца и матери; если бы определяющая сила материнского и отцовского идентификаторов была равной, в результате родился бы ребенок, который поддерживал бы связь между отцом и матерью.

Как хорошо известно, это случается нередко, хотя точно продемонстрировать это трудно или невозможно. В случае гибридов растений доказать это проще, и было установлено, что гораздо большее число гибридов поддерживают промежуточное звено между признаками двух предковых видов. Это доказывает, что наше предположение о равной силе идентификаторов обоих видов должно быть правильным в целом, поскольку в этом случае мы определенно знаем, как я покажу позже, что отцовский и материнский идентификаторы эквивалентны в отношении признаков вида. Так обстоит дело, например, с гибридами двух видов табака, *Nicotiana rustica* и *N. paniculata*, которые были выведены Кельройтером еще в восемнадцатом веке и которые тогда, как и сейчас, поддерживали довольно точное среднее соотношение между двумя предковыми видами, причем так было у всех особей. Таким образом, оба вида стремятся запечатлеть свой собственный характер на молодом растении, и у обоих наследственная сила одинаково велика; у обоих она содержится в одинаковом количестве id, то есть в половине, поскольку оба вида половых клеток подверглись редуцирующему делению. Таким образом, мы имеем здесь строгое доказательство того, что половины числа ids достаточно для воспроизведения в потомстве типа вида или, в более общем смысле, родителей.

Если мы применим эти результаты к наследованию индивидуальных различий у Человека, мы можем сказать, что те зародышевые клетки, которым при редуцирующем делении была передана та же комбинация идентификаторов, что и та, которая уже определила тип родителя, будут пытаться снова запечатлеть этот образ у ребенка. Если женская клетка такого рода соединится с мужской, которая также содержит комбинацию фаций родительской клетки, в

данном случае отца, произойдет то же самое, что мы описали в случае растений-гибридов, то есть возникнет средняя форма между типами двух родителей.

Однако нередко наблюдается заметное преобладание одного родителя в типе ребенка, и мы должны спросить, дает ли нам теория какую-либо помощь в отношении такого случая.

Можно было бы предположить разницу в определяющей силе идентификаторов отца и матери, но если мы не можем показать, до какой степени и по какой причине эта сила может отличаться, такое предположение остается скорее уклонением, чем объяснением. Более того, это не всегда применимо к условиям у Человека, поскольку, если бы, например, идентичности конкретной матери были в целом сильнее, чем у отца, все дети рассматриваемой пары обязательно пошли бы в мать; но нередко случается, что один ребенок преимущественно похож на отца, а другой - на мать. Более того, *ids* непрерывно передаются от мужчины к особи женского пола, и наоборот, в силу непрерывности зародышевой плазмы, так что идея о том, что пол может иметь какое-либо отношение к относительной силе *ids*, совершенно ошибочна.

Но, как я уже говорил, одностороннее наследование имеет место даже при смешении видовых признаков, и наиболее отчетливо это проявляется в случае гибридов растений. Так, например, гибриды между двумя видами розовой, *Dianthus barbatus* и *Dianthus deltoides*, гораздо больше напоминают последний вид, чем первый, а гибрид между двумя видами наперстянки, которые в диком виде произрастают в Германии, *Digitalis purpurea* и *Digitalis lutea*, гораздо больше похож на последний, чем на первый.

Можно было бы резонно спросить, не больше ли при этих скрещиваниях нормального количества идентификаторов у одного вида, чем у другого. Мы знаем, что, по крайней мере, у животных различия в нормальном количестве хромосом наблюдаются даже у очень близкородственных видов. Не исключено, что это во многих случаях действительно является причиной разнообразия передающей способности у разных видов. Тем не менее, мы не можем быть удовлетворены этим, поскольку, во-первых, эта причина не может применяться к очевидному одностороннему наследованию от одного родителя у Человека, поскольку нормальное количество *id*, насколько нам известно, строго поддерживается у одного и того же вида, и, во-вторых, это не объясняет определенные явления наследования у гибридов растений.

Случается не только часто, но и обычно, что разные части гибрида в разной степени унаследовали одного или другого родителя, и это относится также к потомкам. В гибриде двух видов табака, *Nicotiana rustica* и *N. paniculata*, который я уже приводил в качестве примера средней формы между двумя родительскими растениями, такие различия регулярно наблюдаются у всех гибридных особей. Таким образом, венчик-трубка гибрида ближе к *N. paniculata* по своей длине, но ближе к *N. rustica* по своей ширине. Многие гибриды предполагают наличие одной родительской формы в листьях, другой - в соцветиях. Точно так же у ребенка форма глаз может быть отцовской, цвет радужной оболочки - материнской, нос — материнским, рот - отцовским - короче говоря, преобладание наследственности колеблется туда-сюда от части к части, от органа к органу, от характера к характеру, и это даже правило, хотя колебания не всегда могут быть очевидными, а часто и невидимыми.

Если мы подумаем о предположении, к которому мы пришли ранее и которое было доказано главным образом на примере однояйцевых близнецов, что фация или "тип" потомка определяется при оплодотворении, мы можем быть склонны считать такое колебание

наследственных тенденций почти невозможным, поскольку это означает, что при данном смешении родительской зародышевой плазмы способность к наследованию от двух родителей в каждой части потомства определена раз и навсегда заранее. Но случай с однояйцевыми близнецами подтверждает эти колебания, поскольку и у них отец преобладает в одной части, мать - в другой, и в то же время это доказывает, что эти колебания не зависят ни от каких случайностей в развитии, но что они точно предопределены смешением наследственных веществ в зародышевой плазме оплодотворенной яйцеклетки и строго соблюдаются на протяжении всего развития.

Этот факт можно объяснить только так: первичные составляющие различных частей и признаков организма содержатся в родительской зародышевой плазме с различной степенью наследственной или трансмиссивной силы, и это можно очень хорошо понять с нашей точки зрения, не внося ничего нового в "чемоданчик" нашей теории (Delage).

Но я должен немного отвлечься, чтобы прояснить это.

Когда, говоря о гибридах растений, я сказал, что коллективные идентификаторы зародышевой плазмы вида должны быть эквивалентны в отношении признаков вида, я выразился не совсем точно; в большинстве идентификаторов, во многих случаях в подавляющем большинстве, это должно быть так, но фактически не во всех, по крайней мере, не в предположении, которое мы делаем, что трансформация видов осуществляется под контролем естественного отбора.

Давайте вспомним то, что мы уже установили в отношении эволюционной силы естественного отбора, а именно, что изменения, которыми он управляет, никогда не могут выходить за пределы их полезности, и нам станет ясно, что из множества идентификаторов, составляющих зародышевую плазму вида, модифицируется только столько, сколько необходимо для проявления измененного признака. Подобно тому, как защитное сходство насекомого с листом может быть доведено до очень высокой степени, но никогда не может стать совершенным, потому что несовершенного сходства уже достаточно, чтобы ввести в заблуждение преследователя, и процесс отбора заходит в тупик, потому что особи, обладающие еще большим сходством с листом, были бы защищены от уничтожения не лучше, чем другие, так и при модификации вида не нужно сразу изменять все идентификаторы, если большинства достаточно, чтобы закрепить за подавляющим большинством особей желаемую вариацию. Но может случиться, что при снижении *ids* во время развития зародышевых клеток в одной зародышевой клетке может собраться *id*-комбинация с полностью или почти полностью неизменными *ids*, и если другой сперматозоид такого рода встречается с яйцеклеткой аналогичного строения, должна возникнуть особь старого вида. Но это должно — по нашему предположению — оказаться в невыгодном положении по сравнению с трансформированными особями в борьбе за существование и погибнет в ней, и поэтому количество неизменных *id* в зародышевой плазме вида будет постепенно уменьшаться. Очевидно, однако, что это будет происходить очень медленно, как мы можем заключить из феноменов реверсии, о которых мне придется говорить позже.

Но то, что верно для *id*, верно также и для их составных частей, детерминант, и это, если я не ошибаюсь, является фундаментальным в интерпретации чередования наследственной последовательности частей тела ребенка.

Согласно нашей теории, *ids* в совокупности не оказывают контролирующего влияния на клетки, даже на зародышевые клетки, гистологическая дифференцировка которых в семенные или яйцеклеточные клетки может зависеть только от контроля через специфические детерминанты половых клеток. Контролируют различные детерминанты *ids*; трансформации вида, это правда, будут зависеть от преобразований *ids*, но это не обязательно должно заключаться в изменении всех детерминант *id*. Если, например, два вида бабочек, *Lycæna agestis* в Германии и *Lycæna artaxerxes* в Шотландии, отличаются друг от друга только тем, что черное пятно в середине крыла у *L. agestis* молочно-белое у *L. artaxerxes*, никакие другие детерминанты в идентификаторе зародышевой плазмы не могут отличаться, кроме тех, которые контролируют это конкретное пятно. В большинстве идентификаторов у *L. artaxerxes* детерминанты этого пятна, должно быть, были изменены, скажем, до получения "молочно-белого цвета". Это большинство будет увеличиваться очень медленно, если белый цвет не имеет явного преимущества для сохранения вида, но оно будет увеличиваться постепенно, как мы уже видели, хотя и чрезвычайно медленно, за счет элиминации тех особей, зародышевая плазма которых при редуцирующем делении случайно получила большинство *id* со старыми, немодифицированными детерминантами и которые, следовательно, вернулись к предковой форме. Это будет происходить всякий раз, когда новый персонаж принесет какую-либо пользу, пусть даже небольшую, в поддержании вида.

Но у большинства модификаций видов значительное число частей и признаков претерпело вариации либо одновременно, либо в быстрой последовательности; во многих случаях должны были изменяться почти все детали структуры и, следовательно, почти все детерминанты зародышевой плазмы. Однако мы не должны предполагать, что все эквивалентные детерминанты, например, все детерминанты *K* во всех идентификаторах, изменились[9], и, прежде всего, мы не должны считать само собой разумеющимся, что детерминанты различных признаков или частей тела, например, детерминанты *L*, *M* или *N*, должны изменяться в равном количестве идентификаторов. Это будет зависеть от двух факторов, присутствует ли новый признак неявно, в виде различных детерминант, в небольшом или в очень большом большинстве идентификаторов: во-первых, от относительного возраста признака и, во-вторых, от его ценности по отношению к устойчивости вида. Чем важнее признак для вида, тем чаще он является решающим для жизни или смерти особи, и тем резче будут устраняться особи, не обладающие им, и, следовательно, тем быстрее будут исчезать те, чья зародышевая плазма все еще содержит большинство неизмененных детерминант этого признака. Таким образом, эти детерминанты будут иметь тенденцию снижаться из поколения в поколение, превращаясь во все меньшее меньшинство в зародышевой плазме тех, кто выживает.

[9] Под эквивалентными или гомологичными детерминантами я подразумеваю детерминанты различных идентификаторов, которые определяют *сходные части*, например, чешую того пятна на крыле у *Lycæna agestis*, о котором говорилось выше и к которому мы должны обратиться снова более подробно.

Таким образом, в идентификаторах любого вида, который был каким—либо образом трансформирован - и это все равно что сказать, у каждого вида — эквивалентные или гомологичные детерминанты модифицируются в очень разном процентном соотношении. Очень современный и в то же время не очень важный признак *K* будет содержаться только в небольшом большинстве *ID*, в то время как в остальных содержится исходная гомологичная наследственная детерминанта *K*; более старый, но не намного более важный признак *M* должен

иметь свои детерминанты в большем большинстве *id*, в то время как признак *V*, имеющий решающее значение для сохранения вида, если он существует достаточно долго, должен быть представлен почти во всех *id*, так что гомологичные неизменные детерминанты вида должны быть представлены почти во всех *id*. предковый вид *V* мог сохраняться в идентификаторе только здесь и там.

Если этот аргумент верен, многие явления наследования становятся понятными, особенно изменчивость в проявлении наследования в частях потомства, которая более или менее жестко предопределена при оплодотворении. Ибо зародышевая плазма, таким образом, заранее содержит всякого рода детерминанты в разнообразных *нюансах* и в определенных числовых пропорциях. У растения, например, *N*, *Ba* может быть детерминантой современной формы листа и может встречаться в двадцати двух из двадцати четырех *id* зародышевой плазмы, в то время как два оставшихся *id* все еще содержат неизменные старые детерминанты формы листа *Ba*, которыми обладала предковая форма *N*. Но цветок из *N* может быть еще более позднего происхождения и содержать современные определители цветка *Bl* только в шестнадцати из двадцати четырех идентификаторов, в то время как в остальных восьми сохранился старый определитель цветка *Bl* предковой формы. Давайте теперь предположим, что другой близкородственный вид *P* имеет, наоборот, недавно измененную форму листа, но очень древнюю форму цветка, так что первый представлен только в шестнадцати *id* детерминантами листа *ba*, а второй - в двадцати двух *id* детерминантами цветка *bl*: очевидно, что при скрещивании двух видов, несмотря на равное количество *id* в зародышевой плазме, листья гибрида будут больше походить на листья предковой формы *N*, а цветки - на цветковые детерминанты. те из формы *P*; возможно даже, что в таком случае численно преобладающие детерминанты листьев *N* и столь же преобладающие детерминанты цветов *P* могут образовать, так сказать, тесную фалангу против гораздо менее многочисленных гомологичных детерминант других видов, и что против этой силы, действующей в определенном направлении, другие не могут продвинуться вперед и просто обречены на бездействие.

Как мы можем представить себе, что это происходит, - это вопрос, на который, конечно, можно ответить только очень гипотетически, и он, более того, уводит нас в область фундаментальных явлений жизни, интерпретация которых нас здесь не интересует. В настоящее время мы предположили, что жизнь - это химико-физическое явление, и отложили более глубокое объяснение его на отдаленное будущее, чтобы пока ограничиться решением проблемы наследования на основе сил, присутствующих в жизненно важных элементах. Но, тем не менее, мы можем предположить, что внутри клетки может иметь место своего рода борьба между различными видами биофоров, если в нее вступили гомологичные детерминанты всех *id* для контроля над клеткой.

Во многих случаях эта борьба будет решаться численным перевесом одного вида определяющих факторов над другим, но, безусловно, возможно, что динамические различия также могут иметь к этому какое-то отношение.

Давайте, однако, воздержимся от попыток проникнуть дальше во мрак этих процессов и удовлетворимся установлением того, что преобладание одного родителя в некоторых или многих частях тела ребенка может быть почти, если не совсем полным, и что это вынуждает нас предположить, что наследственная субстанция другого родителя в таких случаях оказывается

неработоспособной — поскольку мы знаем, что она присутствует, — поскольку id обоих родителей проходят через весь онтогенез и содержатся в каждой соматической клетке.

От этой борьбы между гомологичными детерминантами зависит возможность полного подавления или ингибирования влияния одного родителя, всего разнообразия сочетания отцовских и материнских черт в организме потомства. Именно в этом мы должны искать объяснение того факта, что не только целые части тела ребенка, такие как ручки, ножки, характер кожи, форма черепа, могут унаследоваться иногда полностью или преимущественно от отца, иногда от матери, но и что маленькие отдельные подразделения сложного органа могут иногда оказаться более материнскими, иногда более отцовскими. Таким образом, интеллект от матери и воля от отца, музыкальный талант от отца и талант к рисованию от матери могут быть унаследованы одним и тем же ребенком. Я не сомневаюсь, что гениальность в значительной степени зависит от счастливого сочетания таких умственных способностей предков в одном ребенке. Конечно, необходимо нечто большее, а именно усиление некоторых из этих наследственных способностей, но об этом мы поговорим позже.

Однако при таком смешении наследственных вкладов необходимо принимать во внимание не только непосредственных предков, то есть родителей, но и более отдаленных. Немало черт ребенка не встречаются ни у одного из родителей, но присутствовали у бабушки и дедушки, и их повторное появление называется "атавизмом" или "реверсией". Давайте рассмотрим это явление более подробно и попытаемся выяснить, можно ли его интерпретировать с помощью нашей теории и насколько далеко это возможно.

Самые простые и ясные случаи снова обнаруживаются среди растений-гибридов. Может случиться, например, что гибрид двух видов, посыпанный собственной пыльцой, дает начало потомкам, некоторые из которых напоминают только одну из предковых форм: таким образом, мы имеем возврат к одному из прародителей. Объяснение этого кроется в различных способах, которыми осуществляются редуцирующие деления; если они происходят таким образом, что все отцовские id гибрида отделены от материнских id, то в результате получаются зародышевые клетки, подобные таковым у прародителей, то есть у родительского вида, и они, если им случится объединиться при амфимиксисе, должны дать начало чистому сеянцу того или иного из двух предковых видов. Этот случай встречается реже, чем предполагалось ранее, и чем это могло бы быть, если бы при редукции имело место абсолютно свободное сочетание элементов. Если бы комбинация была совершенно неограниченной, все другие возможные комбинации, скорее всего, встречались бы так же часто, как эти. Но недавние эксперименты показали, что у многих гибридов растений зародышевые клетки гибридов, которые оплодотворяются их собственной пыльцой, являются либо чисто отцовскими, либо чисто материнскими. Следовательно, не может быть свободной комбинации идентификаторов в редуцирующих подразделениях; идентификаторы двух родительских форм отделены друг от друга и не объединяются. Сомнительно, однако, происходит ли то же самое внутри расы, например, в случае размножения внутри человеческой расы.

У человека реверсия к бабушке и дедушке происходит нередко, и мы можем объяснить это так: id-группа, которая контролировала тип дедушки, также содержалась в зародышевой клетке, которая дала начало существованию отца, но в этом случае она не доминировала над типом, потому что более мощная id-группа противостояла ей в зародышевой клетке бабушки. Когда

позже, при редуцирующих делениях половых клеток отца, эта id-группа снова попадет в сперматозоиды отца, она будет преимущественно контролировать тип ребенка, то есть третьего поколения, при условии, что яйцеклетка, с которой она соединилась, содержала более слабую id-группу.

В случае обычных гибридов растений то, что называется реверсивностью, может быть названо таковым только в широком смысле, поскольку предковые признаки содержатся *явно* в родительском растении, хотя и смешаны с признаками другого родителя. В человеческих семьях, однако, есть несомненные случаи, когда один или несколько признаков бабушки и дедушки вновь проявляются у ребенка, которые не были каким-либо видимым образом выражены у родителя и, следовательно, должны были содержаться в зародышевой плазме родителя в латентном состоянии. И как у животных, так и у растений наблюдаются реверсии к предкам, лежащим гораздо дальше в прошлое, к признакам и группам признаков, которые не были видны на протяжении многих поколений, и их возникновение можно объяснить только исходя из предположения, что определенные группы предковых детерминант сохранились в зародышевой плазме в слишком малом количестве, чтобы быть способными обычным образом дать начало соответствующему признаку. Такие изолированные детерминанты могут, однако, при определенных обстоятельствах усиливаться путем амфимиксиса двух зародышевых клеток, каждая из которых содержит их небольшие группы, и, таким образом, усиливаясь, они могут приобретать контролирующее влияние. В этом случае шансы на редуцирующие деления играют определенную роль, поскольку они сводят воедино старые неизменные наследственные детерминанты, которые, как мы видели, могут сохраняться в зародышевой плазме любого вида на протяжении длительного ряда поколений. Этого было бы, конечно, достаточно только для того, чтобы вызвать реверсию, если бы детерминанты предкового вида все еще содержались в зародышевой плазме в сравнительном изобилии. Если это больше не так, необходимо нечто большее, и это относительная слабость более современных детерминант.

При скрещивании двух белоцветковых видов терновника, *Datura ferox* и *Datura laevis*, получается гибрид с голубовато-фиолетовыми цветками и коричневыми стеблями вместо зеленых. Дарвин истолковал это как возврат к фиолетово-цветущим предковым видам с обеих сторон, поскольку даже сейчас существует большое количество видов *дурмана* с фиолетовыми цветами и коричневыми стеблями. При скрещивании двух белых форм реверсия происходит каждый раз, а не только в некоторых случаях, и мы можем заключить из этого, что у обоих этих видов все еще присутствует такая сильная примесь одних и тех же неизменных предковых идентификаторов, что они всегда превосходят идентификаторы двух современных скрещенных видов по силе, хотя, конечно, не по численности. И это превосходство опять-таки должно зависеть от того факта, что сходные детерминанты одной и той же части обладают кумулятивным эффектом, в то время как непохожие - нет.

По этой причине реверсии к отдаленным предкам легко происходят при скрещивании видов и пород, в то время как при нормальном инбридинге видов они редки. Возврат пород голубей к их дикой предковой форме, сланцевато-голубому скальному голубю, никогда не является результатом, как показал Дарвин, и как мы уже заметили, чистого разведения одной расы, но только тогда, когда две или более пород неоднократно скрещиваются друг с другом. Но даже тогда это происходит далеко не всегда, а только время от времени. Следовательно,

зародышевая плазма пород все еще должна содержать идентификаторы скального голубя, но в небольшом количестве, варьирующемся от особи к особи. Если в результате удачного сокращения делений и совместной встречи сперматозоида, богатого наследственными идентификаторами, с яйцеклеткой, обладающей аналогичными свойствами, количество наследственных идентификаторов увеличивается до такой степени, что оно превышает количество идентификаторов современной породы, содержащихся в каждой из конъюгирующих зародышевых клеток, наследственные идентификаторы контролируют развитие, и происходит реверсия, поскольку наследственные идентификаторы вместе оказывают кумулятивный эффект, в то время как идентификаторы двух родительских пород различны и, следовательно, поскольку это так, не могут оказывать совместного влияния. Но следует понимать, что они не обязательно должны отличаться в том, что касается всех их детерминант, но обычно только в отношении некоторых групп, и, таким образом, случается, что реверсия происходит не в отношении всех, а только в отношении определенных признаков — так, у *Datura* гибриды, главным образом, в отношении окраски цветков и стебля, и у гибридов между различными породами голубей, главным образом, в отношении окраски и маркировки оперения.

Возвращение лошади и осла к полосатым предкам, прославленное Дарвином, уходит гораздо дальше в историю предков вида, поскольку, хотя мы знаем предков домашнего голубя в виде все еще живущего скального голубя (*Columba livia*), предковая форма, общая для лошади и осла, вымерла, и мы можем только предполагать, что она была полосатой, как зебра, потому что такая полосатость иногда встречается у чистокровных лошадей и чистокровных ослов, по крайней мере, в молодости, хотя сейчас только на ногах, и мы можем только предполагать, что она была полосатой, как у зебры. потому что эта полосатость часто более заметна у гибрида лошади и осла, мула. В Италии, где можно увидеть сотни мулов, полосатость встречается не совсем часто, но может встречаться примерно у двух процентов, в то время как в Америке, как говорят, она встречается гораздо чаще. Следовательно, зародышевая плазма лошади и осла должна содержать в различном количестве идентификаторы, определяющие цвет кожи, которые частично отражают все еще неизменные наследственные признаки. Когда при оплодотворении случайно встречаются две зародышевые клетки, обе из которых получили в результате благоприятного редуцирующего деления относительно большое количество таких id, относительное большинство из них в оплодотворенной яйцеклетке противостоит разнородным и, следовательно, взаимно нейтрализующим гомологичным детерминантам лошади и осла, и происходит возврат к предковой форме.

Этих случаев реверсии достаточно, чтобы показать нам, что старые неизменные наследственные детерминанты могут сохраняться в зародышевой плазме на протяжении длительного ряда поколений. Но еще более глубокий взгляд на туманную древнюю историю наших современных видов лошадей дает появление трехпалых лошадей, упоминания о небольшом количестве которых палеонтолог Марш смог обнаружить в литературе, а одну из которых он смог наблюдать в жизни. Юлий Цезарь владел лошадью, трехпалые ступни которой представляли собой возврат к лошадям третичного периода, *Meshippus*, *Miohippus* и *Protohippus* или *Hipparion*; у всех этих родов, в дополнение к сильному среднему пальцу, были два более слабых и коротких боковых пальца.

В зародышевой плазме наших современных лошадей все еще должны сохраняться в определенных формах детерминанты предковой стопы, которые после долгой

последовательности благоприятных редуцирующих делений в сочетании с благоприятными шансами на оплодотворение могут оказаться преобладающими и, таким образом, могут быть способны вызвать повторное проявление признака, который долгое время был скрыт под поверхностью современного типа вида.

Я не собираюсь вдаваться далее в обсуждение феномена наследования. Более подробное исследование феномена реверсии можно найти в *"Зародышевой плазме"*, опубликованной десять лет назад; и обсуждение здесь не могло быть возобновлено без критического рассмотрения относительно большого ряда недавно полученных фактов, не всегда гармонирующих друг с другом и, пока что, даже не полностью доступных. 1900 год подарил нам исследования трех ботаников, Де Фриза, Корренса и Чермака, которые стремились с помощью экспериментов по гибридизации между различными сортами гороха, фасоли, кукурузы и других растений пролить свет на феномены наследования и, таким образом, на действительные процессы, происходящие в зародышевой плазме при редуцирующем делении. Это привело к открытию, что аналогичные эксперименты были опубликованы еще в 1866 году аббатом Брюнна Грегором Менделем и что они были сформулированы как закон, который теперь называется законом Менделя. Корренс показал, однако, что этот закон, хотя и верен в определенных случаях, ни в коем случае не действует во всех случаях, и поэтому мы должны отложить включение этого нового материала в нашу теорию до тех пор, пока ботаники не предоставят гораздо более широкую базу фактов. В отношении этой проблемы от зоологов можно ожидать меньшего из-за почти непреодолимых трудностей на пути проведения длинной серии экспериментов по гибридизации у животных. Я сам неоднократно пытался проводить эксперименты в этом направлении, и мне всегда приходилось отказываться от них либо потому, что скрещивание удавалось слишком редко, либо потому, что гибриды не размножались между собой, либо делали это дефектно, либо потому, что отличительные признаки скрещиваемых пород оказывались недостаточно стойкими или диагностическими. Но для зоологических садов было бы прекрасной задачей провести такие эксперименты с точки зрения теории зародышевой плазмы, и их успех дал бы материал для критики теории, тем более ценный, что из экспериментов на растениях очевидно, что процессы наследственности многообразны и далеко не одинаковы в различных областях^[10].

^[10] Касл и Аллен недавно опубликовали результаты экспериментов по скрещиванию белых мышей с серыми, и они подтверждают Закон Менделя.

В своей теории я предположил, что редуцирующее разделение происходило в соответствии с законами случайности, и что, таким образом, каждая комбинация идентификаторов происходила с одинаковой частотой. Это предположение, по-видимому, подтверждается экспериментами упомянутых мною ботаников, только в том смысле, что при скрещивании гибридов друг с другом каждое сочетание отличительных признаков встречалось с одинаковой частотой. Но, с другой стороны, расщепление зародышевой плазмы при редуцирующем делении, по-видимому, как я уже говорил ранее, во многих случаях происходит таким образом, что id-группы двух родителей дискретно отделены друг от друга; так было у подвоев, гороха, фасоли и других гибридов. Но даже если бы это всегда имело место в них, мы вряд ли могли бы сделать вывод, что это должно быть везде одинаково; мы скорее должны ожидать, что отношения двух родителей и их ids приведут в действие более тонкие притяжения и

отталкивания между *ids* зародышевой плазмы и, таким образом, определяют их расположение и группировку. Дальнейшие исследования могут прояснить этот момент; пока же мы можем только сказать, что уже сейчас — даже среди гибридов — многие отклонения от закона Менделя были установлены, например, Бейтсоном и Сондерсом (1902).

Прежде чем я завершу эту лекцию, я хотел бы кратко сослаться на явление, с которым Дарвин был знаком и которое пытался объяснить с помощью своей теории пангенезиса, но которое позже было сочтено недостаточно достоверным, чтобы оправдать какие-либо попытки теоретического объяснения, поскольку оно, казалось, противоречило всем нашим представлениям о наследственной субстанции и ее действиях. Я имею в виду явление, которому ботаники дали красивое название *Xenia* (подарки-гости), и которое состоит в том факте, что при скрещивании двух разных растений признаки мужского начала могут проявляться не только в молодом растении, но даже в семени, так что, по-видимому, происходит перенос отцовских признаков из пыльцевой трубки к матери, к "ткани материнской завязи". Говорят, что в головках желтозернистой кукурузы (*Zea*) после посыпания пылью сорта с синими семенами происходит перенос отцовских признаков. синие семена появляются среди желтых, и аналогичные наблюдения за другими культурными растениями регистрируются уже более полувека. Таким образом, считается, что посыпание рыльца зеленых сортов винограда пылью темно-синего цвета часто приводит к образованию темно-синих плодов.

Дарвин признал эти наблюдения правильными и попытался объяснить их миграцией своих "геммул" из оплодотворенной яйцеклетки в окружающие ткани материнского растения. Теперь мы можем с уверенностью сказать, что его объяснение было неверным, но до сих пор он был прав, поскольку феномены Ксении действительно происходят; они не иллюзорны, как, похоже, склонно полагать большинство современных ботаников. Я сам поначалу был склонен дожидаться дальнейших фактов в доказательство того, что феномен Ксении действительно имел место, прежде чем пытаться привести их в соответствие с моей теорией, и к этому не придерешься, если вспомнить, что эти случаи Ксении, по-видимому, находятся в прямом противоречии с фундаментальными постулатами теории зародышевой плазмы. Ибо это существенно зависит от определенной стабильной структуры зародышевого вещества, которое находится внутри ядра в форме хромосом и которое не может переходить от одной клетки к другой никаким иным способом, кроме как путем клеточного деления и деления ядра; как же тогда оно могло бы перейти от оплодотворенной яйцеклетки к клеткам эндосперма, которые вообще происходят не от нее, а от других клеток зародышевого мешка? На самом деле некоторые из моих оппонентов ссылались на Ксению как на фактическое опровержение моей теории.

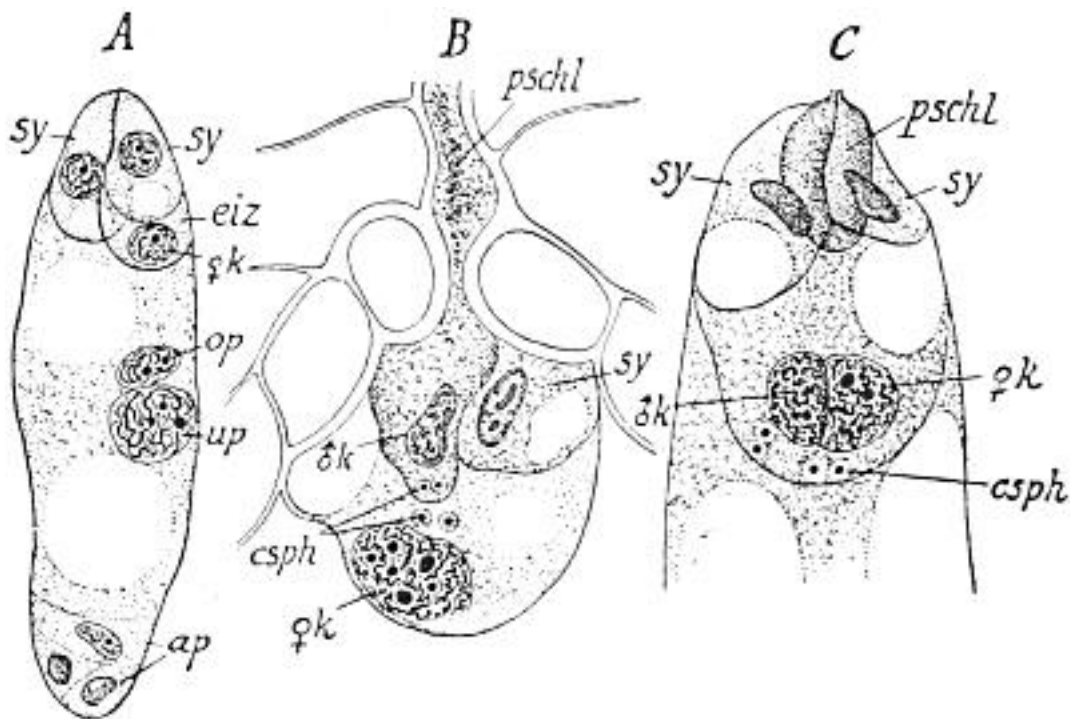


Рис. 82. Оплодотворение у лилии (*Lilium martagon*) после Гиньяра. А, зародышевый мешок перед оплодотворением; *sy*, синергиды; *eiz*, яйцеклетка; *op* и *up*, верхние и нижние "полярные ядра"; *ap*, клетки-антиподы. В, верхняя часть зародышевого мешка, в которую проникла пыльцевая трубка (*pschl*) с мужским половым ядром (δk) и его центросферой; ниже находится ядро яйцеклетки ($\text{♀}k$) с его (также удвоенной) центросферой (*csph*). С, остатки пыльцевой трубки (*pschl*); два половых ядра близко расположены. Сильно увеличенный.

То, что случаи Ксении действительно имеют место, теперь установлено благодаря всеобъемлющим и в то же время чрезвычайно тщательным экспериментам, недавно проведенным К. Корренсом с *Zea Maис*; стоит только взглянуть на прекрасные рисунки, которыми украшена его работа, чтобы убедиться, что головки кукурузы, соцветия которой были посыпаны пылью другого вида, дают более или менее многочисленные семена отцовского рода, обычно смешанные с семенами материнского. Так, головки сорта *Zea alba*, полученные в результате оплодотворения *Z. суареа*, имели большинство белых зерен, но среди них меньшее количество синих; и в обратном эксперименте по опудриванию *Z. суареа* пылью *Z. alba*, были получены головки, в которых среди большинства синих зерен было меньше белых. Но всегда только питательный слой, окружающий зародыш, — эндосперм, — проявляет признаки отцовского вида, и даже капсула, окружающая семя, ничего от этого не имеет, она чисто материнская. Таким образом, головки различных видов с бледно-желтой коробочкой при посыпании пылью *Z. rubra* никогда не имеют красных семян, как у *Z. rubra*, но всегда имеют бледно-желтую кожицу, в то время как в обратном эксперименте при посыпании краснокожих видов *Z. rubra* пылью *Z. vulgата* все семена красные, как у материнских видов, и влияние отцовских видов проявляется только тогда, когда удалена ярко-красная кожица, так что интенсивный эффект сохраняется. Виден желтый цвет эндосперма, который у чистых материнских видов белый. Таким образом, таинственное влияние пыльцы никогда не выходит за пределы эндосперма, и загадка этого влияния разрешилась самым неожиданным образом, более того, была разрешена еще до того, как Корренс надежно установил подлинное появление

Ксении. Объяснение связано с недавними открытиями в отношении процессов оплодотворения у цветковых растений.

Давно было известно, что пыльцевая трубка содержит не просто одно генеративное ядро, а два, которые возникают из одного путем деления. Но что до недавнего времени оставалось неизвестным, так это то, что не только одно из них проникло в эмбриональный мешок, чтобы вступить в амфимиксис с яйцеклеткой, но что другое также проникает внутрь и там сливается с двумя ядрами, которые долгое время назывались верхним и нижним полярными ядрами (рис. 82, *цит. по.*). Навашен и Гиньяр продемонстрировали, что эти два ядра сливаются со *вторым мужским* ядром; таким образом, в эмбриональном мешке совершаются два акта оплодотворения, и одно ядро оплодотворяется. один из них дает начало зародышу, в то время как второй становится не чем иным, как эндоспермом, питательным слоем, который окружает зародыш, происхождение которого из полярных ядер было признано ранее.

Таким образом, загадка Ксении, по сути, разгадана. Мы понимаем, как первичные компоненты отцовской линии могут проникать в эндосперм, и действительно должны делать это регулярно; мы также понимаем, что влияние отцовской линии никогда не выходит за пределы эндосперма. Таким образом, загадка не только разрешена, но и в то же время точка зрения, предполагающая наличие фиксированной зародышевой плазмы и полагающая, что она находится в ядерном веществе зародышевых клеток, получает дальнейшее подтверждение, если оно в нем нуждается, поскольку, если факты, которые явно противоречат теории, могут быть естественным образом приведены в соответствие с ней, это дает более веский аргумент в пользу правильности теории, чем возможность объяснения фактов, которые были использованы при ее построении.

В отношении Ксении можно сказать гораздо больше, и я уверен, что многое из того, что представляет интерес, будет выявлено при более глубоком исследовании; теоретические трудности все еще предстоит преодолеть, и я уже указывал на одно из них в моей книге "*Зародышевая плазма*", но здесь я должен быть удовлетворен тем, что уже было сказано.

Теперь мы сделали обзор и попытались вписать в теорию достаточно большое количество явлений наследственности для целей этих лекций. Хотя, как и естественно, многое из этого должно оставаться гипотетическим, мы можем принять следующий ряд предположений как вполне обоснованный: существует наследственная субстанция, зародышевая плазма; она содержится в очень минимальном количестве в зародышевых клетках и там же в хромосомах ядра; она состоит из первичных составляющих, или детерминант, которые в их разнообразном расположении рядом или друг на друге образуют чрезвычайно сложную структуру, *id.* Идентификаторы и детерминанты представляют собой живые жизненно важные единства. Каждое ядро содержит несколько, часто множество идентификаторов, и количество идентификаторов варьируется в зависимости от вида и является постоянным для каждого. Идентификаторы зародышевой плазмы каждого вида прошли историческое развитие и являются производными от зародышевой плазмы предыдущей линии видов; следовательно, идентификаторы никогда не могут возникнуть заново, а только путем умножения уже существующих идентификаторов.

А теперь, вооружившись этими знаниями, давайте вернемся к тому, с чего мы начали, и зададимся вопросом, следует ли принимать или отвергать ламаркистский принцип эволюции, наследование функциональных модификаций.

ЛЕКЦИЯ XXIII

ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗЫ О ВОЗМОЖНОСТИ ПЕРЕДАЧИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ МОДИФИКАЦИЙ

Пангенезис Дарвина —Предполагаемые доказательства функциональной наследственности— Увечья, не передающиеся по наследству—Эксперименты Брауна-Секара по эпилепсии у морских свинок-Путаница между инфекцией микроба и наследственностью, пембрином, сифилисом и алкоголизмом —Требуется ли интерпретация фактов предположения о передаче функциональных модификаций?—Происхождение инстинктов — Необучаемый пойнтер— Взгляды Тома Рата и Моргана—Привязанность собаки к хозяину—Бесстрашие морских птиц и тюленей на уединенных островах-Мухи и бабочки—Инстинкты проявляются только раз в жизни.

Как я уже говорил в предыдущей лекции, Дарвин придерживался предположения Ламарка о передаче функциональных адаптаций, и, возможно, самый простой способ прояснить теоретические трудности, стоящие на пути такого предположения, - показать, как Дарвин стремился представить этот принцип как теоретически мыслимый и возможный.

Дарвин был первым, кто разработал теорию наследственности, достойную названия теории, поскольку это была не просто поспешно выдвинутая идея, а попытка, хотя и только в общих чертах, разработать определенную гипотезу. Его теория "Пангенезиса" предполагает, что клетки дают начало особым геммулам бесконечно малого размера, из которых каждая клетка за время своего существования производит бесчисленное множество хозяев. Каждая из этих геммул может дать начало клетке, подобной той, в которой она сама была произведена, но она не может делать это постоянно, а только при определенных обстоятельствах, а именно, когда она достигает "тех клеток, которые предшествуют в порядке развития" тем, которые она должна дать начало. Дарвин называет это "избирательным сродством" каждой геммулы к данному конкретному типу клеток. Таким образом, с самого начала развития в каждой клетке возникает множество геммул, каждая из которых фактически представляет определенную клетку. Эти геммулы, однако, не остаются там, где они возникли, а мигрируют из места своего происхождения в кровотоки и мириадами разносятся им по всем частям тела. Таким образом, они достигают также яичников и семенников и зародышевых клеток, находящихся внутри них, проникают в них и там накапливаются, так что зародышевые клетки в течение жизни начинают содержать геммулы всех видов клеток, которые появились в организме, и, в то же время, все изменения, которым могла подвергнуться любая часть организма, будь то из-за внешних или внутренних воздействий, или из-за использования и неиспользования.

Таким образом, Дарвин стремился приписать зародышевым клеткам способность вызывать в ходе своего развития те же вариации, которые индивидуум приобрел в течение своей жизни в результате внешних условий или функциональных воздействий.

Я воздерживаюсь от анализа сделанных здесь предположений; их невероятность и противоречия установленным фактам настолько велики, что нет необходимости подчеркивать их; теория ясно показывает, что необходимо прибегать к очень невероятным предположениям,

если попытаться найти теоретическую основу для передачи приобретенных (соматогенных) признаков. Даже когда Дарвин формулировал свою теорию пангенезиса, его предположения с трудом согласовывались с тем, что было известно о размножении клеток; теперь они прежде всего несовместимы с тем фактом, что зародышевая субстанция никогда не возникает заново, а всегда происходит от предыдущего поколения, то есть с непрерывностью зародышевой плазмы.

Если бы мы сейчас попытались придумать теоретическое обоснование, нам пришлось бы предположить, что состояние всех частей тела в каждый момент или, по крайней мере, в каждый период жизни отражалось в соответствующих первичных компонентах зародышевой плазмы и, следовательно, в зародышевых клетках. Но, поскольку эти первичные составляющие сильно отличаются от самих частей, они потребовали бы варьирования совершенно иным способом, чем изменялись готовые части; что очень похоже на предположение, что английская телеграмма в Китай принимается там на китайском языке.

Несмотря на это почти непреодолимое теоретическое препятствие, различные авторы разработали идею о том, что нервная система, которая соединяет все части тела с мозгом, а следовательно, и друг с другом, передает эти состояния репродуктивным органам, и что таким образом в зародышевых клетках могут возникать вариации, соответствующие тем, которые имели место в отдаленных частях тела.

Даже если предположить, что было доказано, что каждая зародышевая клетка в яичнике или семеннике связана с нервным волокном, что могло быть передано ей по нервам, кроме более сильного или более слабого нервного тока? Не существует такой вещи, как *качественные* различия в токе; как же тогда нервный ток может влиять на первичные составляющие зародыша, индивидуально или группами, в гармонии с соответствующими им органами и частями тела, не говоря уже о том, что он может изменяться аналогичным образом? Или мы должны представить, что определенный нервный путь ведет к каждому из бесчисленных первичных компонентов? Или это сделает ситуацию более понятной, если мы предположим, что зародышевая плазма не имеет первичных составляющих, и предположим, что после каждого функционального изменения части в зародышевую плазму через мозг посылается телеграфное уведомление о том, как она должна изменить свое "физико-химическое строение", чтобы потомки могли извлечь некоторую пользу из приобретенного улучшения?

Я не принадлежу к числу тех, кто считает, что мы уже знаем все или, по крайней мере, почти все, что существенно, но скорее убежден, что целые области явлений все еще закрыты для нас, и я считаю вероятным, что нервная система в частности еще не известна нам исчерпывающе ни в отношении ее функционирования, ни в отношении ее тончайшей структурной архитектуры, хотя я с благодарностью признаю успехи в этой области, достигнутые за последние десятилетия. В любом случае, такие предположения, как я только что указал, или подобные им, кажутся мне слишком невероятными, чтобы обеспечить какую-либо точку опоры для прогресса. Тем не менее, мы всегда должны осознавать, что мы не можем решать вопрос о возможности или невозможности какого бы то ни было биологического процесса с чисто теоретической точки зрения, потому что мы можем только догадываться, а не различать фундаментальную природу биологических процессов. В конце этой лекции я вернусь к вопросу о теоретической возможности наследования функциональных адаптаций; но прежде всего мы должны рассмотреть факты и руководствоваться только ими. Если они докажут или даже сделают это

вероятным, что такое наследование существует, тогда оно должно быть возможным, и наша задача больше не отрицать это, а выяснить, как это может произойти.

Поэтому давайте исследуем вопрос о том, можно ли доказать наследование приобретенных признаков, то есть, в первую очередь, функциональных адаптаций, из опыта. Позже мы поговорим о влиянии климатических и подобных им факторов на возникновение вариаций; в отношении к ним дело обстоит совершенно иначе, потому что они, несомненно, влияют не только на части тела, но и на зародышевые клетки.

Когда мы исследуем факты, выдвинутые современными приверженцами принципа Ламарка в качестве доказательств наследования приобретенных черт в этом ограниченном смысле, мы обнаружим, что ни один из них не выдерживает критики.

Во-первых, известны многочисленные случаи наследования увечий и потери целых частей тела.

Здесь небезынтересно отметить, как изменилось мнение по этому вопросу в ходе дебатов.

В начале обсуждения все они были выдвинуты в качестве доказательств несомненной ценности принципа Ламарка.

На Конгрессе натуралистов в Висбадене в 1887 году были выставлены котята только с обрубками хвостов, и говорили, что они унаследовали эту особенность от своей матери, чей хвост, как утверждалось, был случайно ампутирован. Газеты сообщили, что этот случай вызвал большой интерес, и биологи такого уровня, как Рудольф Вирхов, объявили его заслуживающим внимания и рассматривали как доказательство, если все детали были верны. Со многих сторон приводились аналогичные случаи, призванные доказать, что ампутация хвоста у кошек и собак может привести к наследственной дегенерации этой части; говорили, что даже шрамы от фехтования у студентов иногда передавались их сыновьям (к счастью, не дочерям); говорили, что изуродованная или оторванная мочка уха у матери привела к деформации уха у сына; говорили, что травма глаза у отца вызвала полную дегенерацию глаз у его детей; и говорили, что деформация большого пальца у отца из-за обморожения была причиной деформации уха у сына. чтобы у детей и внуков были деформированы большие пальцы. Множество случаев такого рода можно найти в старых учебниках физиологии Бурдаха и, прежде всего, Блюменбаха, и большинство из них имеют не более чем эпизодическую ценность, поскольку они не только связаны без какой-либо достаточной гарантии, но даже без деталей, необходимых для критики.

Еще в восемнадцатом веке великий философ Кант, а в наши дни анатом Вильгельм Хис решительно опровергли подобные утверждения и абсолютно отрицали какое-либо наследование увечий; и теперь, после десятилетия или более оживленных дебатов о плюсах и минусах в сочетании с подробными анатомическими исследованиями, тщательной проверкой отдельных случаев и экспериментом, мы можем дать решительный отрицательный ответ и сказать, что *увечий по наследству не бывает*.

Позвольте мне кратко объяснить, как был достигнут этот результат.

Во-первых, утверждение о том, что врожденные обрубки хвостов у собак и кошек зависят от унаследованных увечий, оказалось необоснованным. Ни в одном из приведенных случаев короткохвостости не могло быть даже доказано, что хвост соответствующего родителя был оторван или отрезан, не говоря уже о том, что было исключено появление коротких хвостов у

родителей или бабушек и дедушек по внутренним причинам. В то же время анатомическое исследование таких обрубков хвостов, которые встречаются у кошек острова Мэн и у многих японских кошек и часто встречаются у самых разнообразных пород собак, показало, что по своему строению они не имеют ничего общего с остатками отрезанного хвоста, а представляют собой спонтанную дегенерацию всего хвоста и, таким образом, представляют собой деформированные хвосты, а не укороченные (Шляпка).

Эксперименты на мышах также показали, что отрезание хвоста, даже если оно проводится у обоих родителей, не приводит к ни малейшему уменьшению длины хвоста у потомков. Я сам ставил эксперименты такого рода и проводил их в течение двадцати двух поколений подряд, но без какого-либо положительного результата. Подтверждающие результаты этих экспериментов на мышах были сообщены Ритцемой Бос и, независимо, Розенталем, и соответствующая серия экспериментов на крысах, которую провели эти два исследователя, дала те же отрицательные результаты.

Когда мы вспоминаем, что все случаи, которые были выдвинуты в поддержку наследования увечий, относятся к *единичному* повреждению одного из родителей, в то время как в экспериментах одно и то же увечье было нанесено обоим родителям на протяжении многих поколений, мы должны рассматривать эти эксперименты как доказательство того, что все предыдущие утверждения были основаны либо на ошибке, либо на случайном совпадении. Этот вывод подтверждается всем, что нам известно о последствиях часто повторяющихся увечий, как, например, о хорошо известных увечьях и деформациях, которые многие народы практиковали на протяжении долгих, иногда невообразимо долгих веков своим детям, особенно обрезанием, переламыванием резцов, сверлением отверстий в губе, ухе или носу и так далее. Ни один ребенок ни одной из этих рас никогда не появлялся на свет с одним из этих признаков: они должны повторяться в каждом поколении.

Опыт заводчиков соглашается с этим, и поэтому они, как отмечает Уилкенс, долгое время считали ненаследуемость увечий установленным фактом. Так, существуют породы овец, у которых по чисто практическим причинам хвосты довольно регулярно подстригались в течение примерно столетия (Kühn); но у этой породы никогда не рождалась овца с обрубком хвоста. Это тем более важно, что существуют другие породы овец (толстозадые овцы), у которых отсутствие хвоста является признаком породы; таким образом, в природе хвоста овец нет ничего такого, что могло бы предотвратить его рудиментарность. Искусственно закругленные уши фокстерьеров тоже, хотя и подстригаются на протяжении поколений, никогда не передаются по наследству. Мистер Постанс из Истборна сообщает мне, что петухам, которые будут использоваться для петушиных боев, предварительно снимают гребни и бородки, и что это делалось по меньшей мере столетие, но ни один бойцовый петух без гребня и бородок не выращивался. Точно так же у различных пород собак, таких как спаниели, на протяжении более столетия регулярно и у обоих полов обрезали хвосты до половины их длины, однако в этом случае наследственного уменьшения длины хвоста не происходит. Деформированные хвосты-обрубки действительно встречаются у большинства пород собак, но, как я уже говорил ранее, их анатомический характер сильно отличается от анатомии искусственно укороченных хвостов, более того, они могут встречаться у пород, хвосты которых не пострадали от способа купирования, как, например, у таксы.

Следовательно, мы можем утверждать, что наследование искусственно созданных дефектов и увечий совершенно недоказано и никоим образом не подтверждает предполагаемое наследование функциональных изменений.

Теперь это признано подавляющим большинством приверженцев принципа Ламаркизма, и теперь мы можем считать, что с такого рода "доказательствами" покончено.

В дополнение к вышесказанному, в качестве доказательств были выдвинуты различные наборы фактов, и в частности широко обсуждаемые эксперименты Браун-Секара на морских свинках, из которых был сделан вывод, что эпилепсия, вызванная искусственным путем, может передаваться. Но эти эксперименты на самом деле ничего не доказывают в отношении рассматриваемого вопроса, потому что эпилептоподобные судороги могут иметь самые разные причины, и они, по большей части, совершенно неизвестны. Поскольку искусственная эпилепсия может быть вызвана у морских свинок самыми разнообразными повреждениями центральной или периферической частей нервной системы, это само по себе указывает на тот факт, что речь идет не просто о повреждении анатомической структуры, я имею в виду нарушение непрерывности определенной части и ее передачу. Результат, в любом случае, будет отличаться в зависимости от того, были ли перерезаны определенные центры головного мозга, или половина спинного мозга, или главные нервные стволы. Следовательно, должно быть что-то еще, необходимое для возникновения эпилепсии, - какой-то болезненный процесс, который может возникать в различных частях нервной системы и продолжаться от них к мозговым центрам. Это подтверждается тем фактом, что для развития эпилепсии после операции требуется по меньшей мере четырнадцать дней, а часто и от шести до восьми недель, и что во многих случаях она вообще не развивается. Я высказал предположение, что во время или после операции какой-либо патогенный микроорганизм может легко достичь поврежденных частей тела и вызвать там воспаление, которое может распространиться центростремительно на мозг. Аналогичные процессы наблюдались в связи с лимфатическими сосудами, и почему бы им не происходить в связи с нервами?

На это были выдвинуты возражения, что эпилепсия морской свинки может быть вызвана ударами по черепу, а также деструктивным сдавливанием *седалищного нерва* через кожу, и что в обоих случаях эпилепсия может вновь проявиться в следующем поколении; и это, как предполагается, показывает, что проникновение микробов исключено. Если бы это было так, вне всякого сомнения, и если бы мы могли исключить возможность того, что ранее в организме существовали различные микробы, которые могли проникнуть в нервное вещество только после разрезания или разрушения неврилеммы, то не было бы получено ничего, что хоть как-то подтверждало бы принцип Ламаркизма. Можно только сказать: определенные повреждения нервной системы вторично вызывают у морских свинок патологические явления, такие как эпилепсия, и всевозможные функциональные нарушения нервной системы часто проявляются у следующего поколения, включая в редких случаях даже явления эпилептических конвульсий. То, что это случай передачи приобретенной анатомической модификации, вызванной травмой, не только не доказано, но и решительно отрицается, поскольку сами травмы никогда не передаются. Таким образом, то, что передается, должно сильно отличаться от того, что было приобретено, поскольку никто никогда не обнаруживал у потомства повреждения нервного ствола, который был перерезан у родителя, или какого-либо другого результата, кроме болезни, вызванной первоначальным повреждением. Более того, наследование этих болезненных явлений было вновь подвергнуто сомнению совсем недавно из-за исследований таких

специалистов по нервным болезням, как Зоммер и Бинсвангер, и правильность результатов Браун-Секара, которые так долго рассматривались в литературе по этому вопросу, была решительно опровергнута[11].

[11] Смотрите отчет его превосходительства Э. Циглера в *Zool. Zentralblatt*, 1900, № № 12 и 13.

Четко сформулированные проблемы, подобные проблеме наследования приобретенных признаков, не следует путать, принося в них явления, причины которых совершенно неизвестны. Что мы знаем об истинных причинах тех центральных раздражений мозга, которые приводят к феноменам эпилепсии? Достаточно очевидно, что существуют приобретенные и в то же время "наследуемые" болезни, но это не имеет ничего общего с принципом Ламаркизма, потому что речь идет о *заражении* зародыша, а не об определенном изменении в строении зародыша. Мы знаем это с уверенностью в отношении так называемой пембрины, болезни тутового шелкопряда, которая в свое время нанесла такой опустошительный ущерб; зародыши пембринового организма были обнаружены *в яйце* шелкопряда; они размножаются не сразу, а позже, в молодой гусенице, и именно половозрелая гусеница или даже моль становится жертвой болезни.

Насколько мне известно, не доказано, передаются ли и в этом случае болезнетворные микробы через мужские половые клетки, но о том, что это может произойти, свидетельствует передача сифилиса от отца к ребенку. В том, что и в этом случае возбудителем заболевания является микроорганизм, сомневаться не приходится, хотя это еще не доказано. Таким образом, даже крошечный сперматозоид Человека может содержать микробы и передавать их зародышу новой особи.

Это обсуждение научных вопросов не следует низводить до уровня игры слов, приводя случаи, подобные приведенным выше, в качестве доказательства наследования "приобретенных признаков", как это было сделано, например, М. Нуссбаумом, который привел в качестве доказательства этого миграцию водорослевых клеток, обитающих в энтодерме зеленой пресноводной гидры, в яйцеклетку, которая изначально бесцветна и происходит из эктодермы животного (*Рис. 35Б, стр. 169, том I*). Мне кажется, лучше провести точное различие между передачей посторонних микроорганизмов через зародышевые клетки и передачей зародышевой плазмы с признаками, присущими ее структуре. Только последнее является наследственностью в строгом научном смысле, первое - это заражение микробом.

Еще в меньшей степени, чем случаи наследственной травматической эпилепсии, патологическое телосложение детей пьяниц может рассматриваться как доказательство наследования соматогенных черт, хотя это часто поддерживалось. Я не буду подчеркивать тот факт, что само обвинение, по мнению наиболее компетентных наблюдателей, таких как доктор Томас Мортон[12], далеко от подтверждения. Но даже если бы было совершенно очевидно, что многочисленные заболевания нервной системы, доходящие иногда до мании, которые часто наблюдаются у детей пьяниц, действительно были *вызваны* пьянством родителей, не следует упускать из виду, что здесь мы имеем дело не с наследственной передачей соматических вариаций, а с вариациями, *непосредственно* индуцируемыми в зародышевой плазме репродуктивных клеток, поскольку они подвержены влиянию алкоголя, циркулирующего в крови, точно так же, как и любая другая часть тела. То, что таким образом могут быть вызваны вариации в зародышевой плазме и что они могут привести к патологическим состояниям у

детей, нельзя отрицать и не следует на *априорных* основаниях подвергать сомнению. Ибо мы знакомы со многими другими влияниями — климатическими, например, — которые непосредственно влияют на зародышевую плазму и вызывают ее вариации. Так ли это в случае пьянства и каким образом оно возникает, то ли в результате прямого действия алкоголя, то ли в результате заражения микроба каким-либо микробом, мы должны предоставить решать будущему; весь этот вопрос здесь неуместен; он никоим образом не может помочь нам прояснить проблему, которой мы сейчас занимаемся.

[12] Мортон, "Проблема наследственности в связи с нетрезвостью", Продолжение. Соч. для изучения нетрезвости, № 42, ноябрь 1894г.

Но даже если бы не было и следа доказательств возможности передачи функциональных модификаций, это само по себе не дало бы нам права делать вывод о невозможности передачи, поскольку может произойти многое, что мы в настоящее время не в состоянии доказать. Если бы можно было показать, что существовала целая группа явлений, которые нельзя было объяснить никаким другим способом, кроме как на основе гипотезы о таком наследовании, тогда мы были бы вынуждены предположить, что это действительно имело место, хотя это и не было доказуемо и, более того, даже теоретически немыслимо. Такова точка зрения приверженцев принципа Ламарка в настоящее время.

Они говорят, что существует огромное количество трансформаций, которые легко и просто объясняются, если мы рассматриваем их как последствия унаследованного использования или неиспользования, но которые допускают лишь натянутое объяснение, а иногда и вовсе никакого, на основе естественного отбора, и это не несколько изолированных случаев, а целые их категории.

Я представлю некоторые из них и в то же время покажу, почему я не могу считать их убедительными, даже если в настоящее время мы не в состоянии объяснить их без помощи принципа Ламаркизма. Но позвольте мне поспешить добавить, что, по моему убеждению, мы можем это сделать, хотя, конечно, не без того, чтобы сначала несколько расширить применение принципа отбора.

Часто утверждалось, что существования животных инстинктов само по себе достаточно, чтобы доказать действенность принципа Ламарка. В одной из предыдущих лекций я показал, что, по крайней мере, большее количество инстинктов должно было возникнуть в результате чисто рефлекторных действий и, следовательно, как и сами эти действия, может быть объяснено только естественным отбором. Рефлекторное действие, такое как кашель, чихание, смыкание век и т. Д., Отличается от инстинктивного действия меньшей сложностью и меньшей продолжительностью серии движений, вызванных чувственным впечатлением, а также тем, что оно вообще не требует осознания; но между ними нельзя провести очень точной границы, и, в любом случае, оба зависят, как мы уже видели, от совершенно аналогичной анатомической основы. Разница лишь в степени того, сокращаются ли мышцы век при виде быстро приближающегося объекта и, закрывая веки, защищают глаз, или же вид быстро приближающейся тени от руки побуждает муху, которую мы намереваемся схватить рукой, быстро взлететь. Действие мухи можно рассматривать как рефлекторное или с таким же успехом инстинктивное. Но есть также разница лишь в степени, а не в виде, между этим простым действием и сложным и длительным поведением пчелы-каменотеса, вид колонии которой побуждает ее вылететь за глиной, постепенно построить из нее аккуратную ячейку,

наполнить ее медом, отложить в нее яйцо и, наконец, снабдить ячейку глиняной крышей. Поскольку все рефлекторные механизмы и все естественные инстинкты животных способствуют сохранению вида и, следовательно, полезны, их происхождение должно быть отнесено к естественному отбору, и нам остается только спросить, следует ли их относить к нему всегда и только к нему.

Не подлежит сомнению, что у Человека и у высших животных часто повторяющиеся произвольные действия постепенно приобретают характер инстинктивных действий. Отдельные движения, относящиеся к конкретному действию, больше не управляются волей, но одного волевого усилия достаточно, чтобы высвободить весь комплекс действий, таких как письмо, речь, ходьба или исполнение целого музыкального произведения; часто волевой импульс может вообще отсутствовать, и действие приводится в действие просто адекватным внешним стимулом, как в случае хождения во сне, которое наблюдается у утомленных детей и солдат, а также у сомнамбул. Внешний стимул передается на соответствующую группу мышц так же безошибочно, как и в случае истинных инстинктов, и это происходит не только в отношении действий, которые, например, ходьба, необходимы для жизни вида, но также и в отношении тех, которые возникли в результате случайных привычек или упражнений. Часто короткой практики достаточно, чтобы сделать действие в этом смысле инстинктивным, и сложность инстинктивного механизма, приобретаемого такой практикой, часто поражает. При некоторых обстоятельствах человек может сыграть пьесу на фортепиано из партитуры и в то же время сосредоточенно думать о других вещах и совершенно не осознавать, что именно исполняется. Точно так же может случиться, что человек, находящийся во власти сильных эмоций, пытается освободиться от них с помощью чтения, может прочитать целую страницу, строку за строкой, ни в малейшей степени не понимая прочитанного. В последнем случае напрямую не доказуемо, что читающий произвел все сложные деликатные движения глаз, которые могли бы быть вызваны видом слов, но в случае игры слушатели могут почувствовать, что пьеса сыграна правильно, и, таким образом, что раздражение, оказываемое каждой нотой на сетчатку глаза, преобразуется в сложное мышечное движение руки и пальца, соответствующее как высоте, так и длительности ноты, а также одновременности нескольких нот.

Во всех этих случаях, вероятно, не всегда в мозге образуются совершенно новые пути, но используются особые дорожки в бесчисленных нервных путях, уже существующих в нервных клетках (нейронах), которые "более тщательно протоптаны" практикой, так что распределение нервного тока по ним происходит легче, чем по другим^[13]. Эта часто используемая метафора не указывает на фактические структурные изменения, которые произошли, но она служит, по крайней мере, для указания на то, что мы имеем дело с материальными изменениями в основных живых элементах нервной субстанции (нервных биофорах), будь то изменения в положении или качестве. Так вот, если бы такие мозговые структуры и механизмы, приобретенные в результате физических упражнений в индивидуальной жизни, могли быть переданы, таким образом, несомненно, возникли бы новые инстинкты, и многие натуралисты придерживаются этой точки зрения до сих пор.

^[13] Это, однако, ни в коем случае не ставит под сомнение возможность возникновения совершенно новых путей в течение индивидуальной жизни, что подтверждается недавними исследованиями Апати, Бете и других.

Если бы наследование приобретенных признаков было уже доказано другими способами, мы не могли бы не признать, что оно могло бы играть определенную роль у высших животных в модификации и новом образовании инстинктов. Тогда нам пришлось бы признать, что привычки могут передаваться по наследству и что инстинкты на самом деле являются или могут быть, как о них часто говорят, унаследованными привычками. Но делать обратное заключение и выводить из результата умственных упражнений в индивидуальной жизни и их сходства с врожденными инстинктами, что последние также зависят от унаследованных упражнений и что, следовательно, должно быть наследование приобретенных признаков, вряд ли допустимо.

Все могло бы быть очень хорошо, если бы не было другого объяснения! Но поскольку инстинкты зависят от материальных мозговых механизмов, которые изменчивы, как и любая другая часть тела, и поскольку, более того, они необходимы для существования вида и вплоть до мельчайших деталей адаптируются к жизненным обстоятельствам, нет никаких препятствий для того, чтобы отнести их происхождение и трансформацию к процессам отбора.

Утверждалось, что результаты дрессировки, например, у собак, могут передаваться по наследству, поскольку необученный молодой пойнтер указывает на дичь, а молодая овчарка бежит вокруг и лает на стадо овец, не кусая их. Однако часто забывают, что эти породы не только возникли под влиянием искусственного отбора Человеком, но и даже сейчас проходят строгий отбор. Мой коллега и друг, доктор Отто фон Рат, который, к несчастью, умер слишком рано для науки и который был не только способным исследователем, но и опытным спортсменом, сказал мне, что охотники очень тщательно различают лучших и неполноценных щенков в помете и что далеко не каждый щенок пары пойнтеров может быть использован для охоты на дичь. Ллойд Морган указывает на то же самое, и он, несомненно, компетентный судья в области инстинкта; он подтверждает утверждение о том, что пойнтер "часто указывает на добычу, это может быть гнездо жаворонка, без инструкции", но в то же время он говорит, что сила врожденная в очень разной степени, и что, по его мнению, отбор, несомненно, играет роль.

Следовательно, не следует полагать, что привычка обращаться с пойнтером зависит от дрессировки; она только укрепляется у каждого человека дрессировкой, но она зависит от врожденной предрасположенности подкрадываться к дичи и, таким образом, является формой охотничьего инстинкта. Человек воспользовался этим и увеличил его, но, конечно, не привил это в породу путем порки. И нечто подобное будет обнаружено во всех случаях так называемого наследования результатов обучения. Не следует забывать, каких поразительных результатов может быть достигнуто у человека с помощью обучения. Слоны - лучший пример этого, поскольку он лишь в исключительных случаях размножается в неволе, а все тысячи "одомашненных" слонов в Индии - это прирученные дикие слоны. Тем не менее, они такие же нежные и послушные, как лошади, которых одомашнивали тысячи лет; они выполняют все виды работ с величайшим терпением и осторожностью, во многих случаях не находясь под постоянным надзором. Это действительно животные с большим умом; они понимают, что от них требуется, и легко приспосабливаются к новым условиям жизни.

Привязанность собаки к своему хозяину и к Человеку в целом часто приводилась как доказательство происхождения нового инстинкта в результате наследования приобретенного образа жизни; но собака является общительным животным даже в диком состоянии, и, живя в кооперативном сообществе с Человеком, она перенесла свою привязанность к обществу на

него. Точно то же самое мы находим у слона, которого поймали диким и приручили. Те, кто сопровождал перевозки животных в Африке, особенно подчеркивают, что молодые слоны дикие и злобные по отношению к чернокожим, которые дразнили и жестоко обращались с ними, но покладистые и безвредные по отношению к белым, которые относились к ним по-доброму. Привязанность слонов к своим хозяевам и ко всем, кто проявляет к ним доброту, достаточно знакома; она зависит не от вновь приобретенного импульса, а от присущего этому виду импульса к общению, который в диком состоянии заставляет их жить в довольно больших компаниях, а также от их безобидного, робкого и, можно даже сказать, ласкового нрава.

Конечно, достаточно легко дать образную теоретическую интерпретацию происхождения нового инстинкта из недавно приобретенной привычки. Мы часто слышали, что моряки находили птиц на далеких необитаемых островах совершенно свободными от страха; они позволяли бить себя дубинками, не пытаясь убежать. Истребление дронга три столетия назад - хорошо известный пример этого. Чун в своей великолепной работе о немецкой глубоководной экспедиции 1898 года недавно привел множество интересных примеров безразличия птиц к Человеку, когда они не узнали, что означает его присутствие: так, морские птицы Кергелена, пингины, бакланы, чайки, "бурые голуби" (*Chionis*) и другие вели себя по отношению к Человеку очень похоже на ручных гусей с наших птичьих дворов. Даже такие огромные млекопитающие, как "морской слон", тюлень с похожим на хоботок продолжением носа, не пытался убежать и не проявлял никакой враждебности к человеку, а спокойно позволил поймать себя. Похожие истории рассказывал Стеллер в 1799 году, после того как ему пришлось провести зиму со своими матросами на острове в Беринговом проливе. Многочисленные гигантские морские коровы (*Rhytina stelleri*), которые жили там, были настолько доверчивы, что позволяли лодке подплывать совсем близко к ним, и морякам удавалось время от времени убивать многих из них, используя их мясо в пищу. Но к концу зимы животные стали пугливыми, и следующей зимой, когда другие моряки в полярных регионах тоже попытались поохотиться на них, их было очень трудно поймать; они считали человека врагом и убегали от него, когда видели его издали. Таким образом, те же самые индивидуумы, которые раньше беспечно позволяли человеку приближаться к ним, теперь избегали его как врага. *Это был не инстинкт, это было поведение, контролируемое волей и основанное на опыте.* Но вскоре это стало бы "инстинктивным", если бы встреча с врагом часто повторялась, точно так же, как заводка часов, которая часто производится в неподходящее время, например, при переодевании в течение дня и, таким образом, без размышлений. Довольно легко представить, что если бы материальная адаптация мозга, которая вызывает бегство без размышлений при виде человека, передавалась по наследству, инстинкт бегства мог бы стать врожденным инстинктом у рассматриваемого вида. Но это предположение необоснованно; ибо, как показывает случай с морской коровой, мы не требуем этого в тех случаях, когда животное обладает достаточным интеллектом, чтобы самостоятельно совершать действия, необходимые для его существования. Таким образом, действие может стать "инстинктивным" благодаря упражнению и имитации в индивидуальной жизни, не достигая, однако, возможности передачи.

Но во многих случаях этого недостаточно, а именно, во всех случаях, когда уровень интеллекта недостаточно высок, или когда движение полета должно следовать так быстро, что было бы слишком поздно, если бы оно регулировалось волей, как, например, смыкание век при угрозе глазу, или полет мухи или бабочки при приближении врага. И муха, и бабочка погибли бы в любом случае, если бы им пришлось добровольно начать движение в полете после того, как они осознали опасность. Если бы они прежде всего выяснили, от кого исходит опасность, ни один

индивидуум не избежал бы ранней смерти, и весь вид вымер бы. Но они обладают инстинктом, который побуждает их взлетать с молниеносной скоростью в противоположном направлении всякий раз, когда они визуальны видят быстрое приближение какого-либо объекта любой природы. По этой причине их трудно поймать. Однажды я наблюдал за игрой кошки, обычно очень ловкой в ловле, когда она пыталась схватить бабочку-павлина (*Ванессу Ио*), которая несколько раз садилась на землю перед ней. Тихо и медленно она подкралась на расстояние прыжка, но даже весной бабочка подлетала прямо к ее носу и каждый раз ускользала, и кошка бросила ее после трех попыток.

В этом случае начало действия не может лежать в добровольном действии, поскольку насекомое не может знать, что значит быть пойманным и убитым, и то же самое верно для бесчисленных еще более низших форм животных, раков-отшельников и серпулид, которые с молниеносной скоростью убираются в свои домики, и так далее. Мне кажется важным теоретически, что одно и то же действие может быть вызвано в один момент волей, в другой - врожденным инстинктивным механизмом. В обоих случаях в основе действий животного должны лежать совершенно сходные ассоциативные изменения в нервных центрах, но в первом случае они развиваются только в ходе индивидуальной жизни путем упражнений, тогда как во втором они являются врожденными. В первом случае они присущи только индивиду и должны приобретаться в каждом поколении путем подражания старшим особям (традиция) и вывода из опыта, во втором они наследуются как стабильный признак вида.

Многие утверждали, что происхождение инстинктов посредством процессов отбора невозможно, поскольку маловероятно, чтобы соответствующие вариации в нервной системе, которые необходимы для селективного установления соответствующего мозгового механизма, возникли случайно. Но это возражение направлено против самого принципа отбора и, как мне кажется, указывает на его неполноту в том виде, в каком его понимали Дарвин и Уоллес. То же возражение может быть выдвинуто против любой адаптации органа посредством естественного отбора; всегда сомнительно, будут ли проявляться полезные вариации, пока они обусловлены исключительно случайностью, как предполагали первооткрыватели принципа отбора. Позже мы попытаемся заполнить этот пробел в теории, но пока я хотел бы указать, что процесс отбора предлагает единственно возможное объяснение происхождения инстинктов, поскольку было показано, что их происхождение путем модификации произвольных действий в инстинктивные с последующей передачей инстинктивного механизма в результате упражнений в индивидуальной жизни несостоятельно.

Если кто-то все еще не убежден в этом, я могу сослаться только на уже рассмотренные нами случаи проявления инстинктов, которые проявляются только раз в жизни, поскольку в них отсутствует единственный фактор, который может превратить добровольное действие в инстинктивное, а именно частое повторение действия. В этом случае, если вообще следует пытаться что-либо объяснить, это может быть только путем естественного отбора, и поскольку мы раз и навсегда предположили, что наш мир допускает объяснение, мы можем сказать, что *эти инстинкты возникли в результате естественного отбора*.

Хотя может быть трудно детально продумать процесс постепенного возникновения такой инстинктивной активности, проявляющейся один раз в жизни, такой, например, которая заставляет гусеницу плести свой сложный кокон, который она делает только один раз, никогда не видя его и, следовательно, не имея возможности имитировать действия, которые его

производят, мы не должны из-за этого отвергать единственно возможное решение проблемы, поскольку тогда нам пришлось бы отказаться от всякой надежды на научное истолкование явления. Однако мы можем спросить, нет ли чего-то недостающего в нашей нынешней концепции естественного отбора и как получается, что полезные вариации всегда возникают и способны увеличиваться.

Но если мы должны объяснить с помощью естественного отбора такой сложный ряд действий, которые необходимы для создания кокона тутового шелкопряда или мотылька сатурнии (*Saturnia carpinii*), какие у нас есть основания не относить к отбору и другие инстинкты, даже если они повторяются несколько раз или часто в течение жизни? Нелогично привлекать какой-либо другой фактор, если этот, действие которого было доказано, достаточен для объяснения.

Таким образом, в том, что касается инстинктов, нет необходимости делать предположение о наследовании функциональных изменений, так же как и в отношении любых чисто морфологических модификаций. Как инстинкты, проявленные только один раз, показывают нам, что даже очень сложные импульсы могут возникать без какого-либо наследования привычки, то есть без наследования функциональной модификации, так и среди чисто морфологических признаков немало таких, которые, хотя и эффективны, являются чисто пассивными, которые полезны организму только своим существованием, а не какой-либо реальной деятельностью, так что их нельзя отнести к упражнению и, следовательно, нельзя объяснить передачей результатов упражнения. И если это так, то преобразования самых разнообразных частей могут происходить без наследования приобретенных признаков, то есть функциональных модификаций, и нет никаких причин использовать недоказанный способ наследования для объяснения процесса, который вполне может быть объяснен и без него. Ибо если какая-либо часть может быть преобразована исключительно путем естественного отбора, то почему, поскольку существует общая изменчивость всех частей, это должно ограничиваться только пассивными органами, когда активные органы столь же изменчивы и столь же важны в борьбе за существование?

Действительно, у животных много таких пассивных частей; мне достаточно вспомнить окраску животных, весь набор скелетных частей, столь разнообразно сформированных у членистоногих, ноги, крылья, антенны, шипы, волосы, когти и так далее, ни одна из которых не может быть изменена унаследованными результатами физических упражнений, потому что они больше не способны к модификации с помощью физических упражнений; они готовы еще до того, как их используют; они вступают в употребление только после того, как затвердели под воздействием воздуха и перестали быть пластичными; самое большее, что они способны изменить в результате физических упражнений. израсходованный или изуродованный. Наконец, даже такой убежденный сторонник принципа Ламарка, как Герберт Спенсер, заявил, что у растений подавляющее большинство признаков и отличительных черт не может быть объяснено им, а только с помощью принципа отбора; все разнообразные защитные устройства отдельных частей, такие как шипы, щетинки, волосы, войлочные волосы определенных листьев, скорлупа орехов, жир и масло в семенах, различные устройства для распространения семян и так далее, все действуют только благодаря их присутствию, а не через какую-либо реальную деятельность, которая заставляет их изменяться и результаты которой могли бы передаваться. Акации, сплошь покрытой шипами, редко приходится пускать в ход свое оружие хотя бы один

раз, и если голодное жвачное животное все-таки укололось о шипы, то таким образом "упражняются" лишь немногие из них, остальные остаются нетронутыми.

Но поскольку все эти части возникли, несмотря на их пассивность, должен существовать принцип, который вызывает их к жизни в соответствии с потребностями условий жизни, и это может быть только естественный отбор, то есть саморегулирование вариаций в зависимости от полезности. И если этот принцип существует, нам не требуется никакого другого для объяснения того, что уже объяснено.

Однако я вполне могу понять, что многим натуралистам, и особенно палеонтологам, трудно согласиться с этим выводом. Если мы думаем только о тех частях, которые активно функционируют и, следовательно, изменяются в силу своей функции, укрепляясь при использовании и ослабляясь и уменьшаясь в размерах при неиспользовании, и если, далее, мы проследим за этими частями на протяжении истории целых геологических эпох, у нас, несомненно, может сложиться впечатление, что использование частей непосредственно вызвало их филетическую эволюцию. Направление, предписываемое полезностью в ходе индивидуальной жизни и в филогенезе, одно и то же, и внутренний отбор, то есть отбор тканей внутри отдельного животного, ведет к тем же улучшениям, что и отбор "личностей". Таким образом, создается впечатление, что филетические вариации следовали за филетическими вариациями в индивидуальной жизни, в то время как на самом деле верно обратное; изменения, возникающие в результате вариаций в зародыше *germ are primary, and they determine the course of phylogenesis* требования, предъявляемые к нему, материал, предоставляемый изначальным оборудованием зародыша.

Американский палеонтолог Осборн приводит случай с лошадиными ногами в качестве примера в поддержку своей точки зрения о том, что модификация, вызванная использованием в индивидуальной жизни, должна передаваться по наследству, чтобы могли произойти филетические преобразования, но этот пример, пожалуй, лучший, который можно было выбрать для доказательства обратного. Он предполагает, что у каждой молодой лошади средства передвижения совершенствуются с каждым шагом, так сказать, благодаря контакту с землей, и я вполне готов признать, что это так. Но это только доказывает, что даже сейчас разработка и усовершенствование оборудования, которое предоставляет зародыш, необходимо, как это было во все времена и у всех животных, и, таким образом, несмотря на огромное количество поколений, которые наша современная лошадь имеет за плечами, функциональные способности индивидуума еще не были заложены в зародыше. Почему бы и нет? Потому что лошадь становится совершенной и без этого, и не было причин, по которым личный отбор должен еще больше совершенствовать первичные составляющие зародыша, поскольку последний штрих к совершенству при использовании легко достигается условиями жизни каждого отдельного человека.

Более того, когда Осборн, Коуп и другие палеонтологи подчеркивают, что в филетических эволюционных рядах соблюдаются *определенные пути эволюционных* изменений, которые не отклоняются ни вправо, ни влево, они, несомненно, правы, но вывод, к которому они приходят, необоснован, независимо от того, предполагают ли они вместе с Нагели, что существует сила развития, принцип совершенствования, или, как делает Осборн, они предполагают передачу модификаций, вызванных использованием в индивидуальной жизни. Остается третья возможность, что спокойная и постоянная эволюция в определенном направлении управляется

отбором, и поскольку в пассивно полезных частях тела допустим только этот принцип, я не вижу оснований предполагать, что он не действует в отношении тех, которые активно функционируют. Все эти вариации, которые привели, например, к современной форме копыт лошади, полезны; если бы это было не так, они не могли бы возникнуть ни в результате использования, ни из-за неиспользования в индивидуальной жизни.

В то же время и здесь мы вправе задаться вопросом, дает ли допущение о "случайных" зародышевых вариациях, которое мы до сих пор делали вместе с Дарвином и Уоллесом, достаточную основу для отбора. Осборн очень точно говорит в этой связи: "У Вейсмана и Гальтона мы видим элемент случайности; но кости кажутся выпавшими, и в конечном итоге выпадают "шестерки". Здесь возникает вопрос: что заряжает кости?"

До недавнего времени мы могли бы ответить: "внешние условия"; именно они односторонне нагружают кости и обуславливают соблюдение одного и того же прямого пути филогенеза, предпочтение и поддержание точно такого же направления вариаций. Следует, однако, спросить, достаточен ли этот ответ, который, безусловно, не является абсолютно неправильным, сам по себе, не фальсифицируются ли кости и не нагружаются ли они односторонне в другом смысле, так что они всегда выбрасывают преобладающее количество полезных вариантов. Очень скоро мы попытаемся решить эту проблему, но пока я должен сослаться на другой аргумент в пользу принятия принципа Ламарка, возможно, самого важного и, как можно подумать, наиболее трудного для опровержения из всех, - так называемой коадаптации частей организма, то есть приспособления множества отдельных органов друг к другу для общего целенаправленного функционирования.

ЛЕКЦИЯ XXIV

ВОЗРАЖЕНИЯ ПРОТИВ ТЕЗИСА О ТОМ, ЧТО ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ МОДИФИКАЦИИ НЕ ПЕРЕДАЮТСЯ

Гигантский олень как пример коадаптации или "гармоничной адаптации" -Это происходит даже в пассивно функционирующих частях тела—Скелет членистоногих—Стригущий орган муравьев и сверчков—Конечности кротового сверчка—Жилкование крыльев-Окраска, формирующая миметические рисунки—Гармоничная адаптация у рабочих пчел и муравьев-Дегенерация их крыльев и яичников—Качество пищи действует как освобождающий стимул—Случай Тома Рата с трутнями, которых кормили королевской пищей-Переходные формы между самками и рабочими —Объяснение Васманна этих —Муравьи Амазонки—Два вида рабочих—Приложение: Цендер о муравьях-О скелете членистоногих—Интерпретация Герингом экспериментов Эрлиха с рицином—Позиция Геринга в отношении передачи функциональных модификаций.

Именно Герберт Спенсер, английский философ, первым выдвинул аргумент о коадаптации в противовес моей точке зрения о ненаследуемости функционально приобретенных модификаций. Он указал, что многие, если не большинство модификаций частей тела, чтобы быть эффективными, подразумевают дальнейшие изменения, часто очень многочисленные, в

других частях, и эти последние, следовательно, должны были изменяться *одновременно* с той частью, которая изменялась под контролем естественного отбора; это, однако, мыслимо только как следствие наследования изменений, вызванных использованием, поскольку одновременное изменение стольких частей посредством естественного отбора было бы невозможно. Если бы, например, рога нашего современного оленя выросли до размеров рогов Гигантского оленя из ирландских торфяных болот, которые достигали более десяти футов в поперечнике от кончика до кончика, это означало бы - как уже было показано — одновременное утолщение черепа и для того, чтобы нести тяжелую ношу, укрепление *затылочных связок*, мышц шеи и спины, костей ног и их мускулов и, наконец, всех нервов, снабжающих мышцы; и как все это могло произойти одновременно с этим и при этом нести тяжелую ношу? в точной пропорции к росту рогов, если бы это зависело — как предполагает естественный отбор — от случайных вариаций всех этих частей? Что, если бы соответствующих благоприятных изменений в одном из этих органов не произошло? Гармоничное изменение всех частей — костей, мышц, нервов, связок, — которые объединяются в общей деятельности, является недопустимым предположением, потому что во многих случаях такие взаимодействующие группы органов в ходе эволюции развивались в противоположных направлениях. У жирафа, например, передние лапы длиннее задних, что противоположно тому, что наблюдается у большинства жвачных животных; у кенгуру задние лапы, напротив, развились до непропорциональных размеров, в то время как передние лапы выродились в относительно маленькие хватательные руки. Взаимодействующие части, такие как передние и задние конечности, могут, таким образом, следовать противоположными путями эволюции; их вариации не обязательно всегда должны быть направлены к одной и той же цели.

Нельзя отрицать трудности, связанные с этими так называемыми совместными адаптациями или гармоничными корреляциями, и мы должны также признать, что, если бы результаты физических упражнений передавались по наследству, объяснение феномена было бы во многих случаях - но, на самом деле, не во всех - легким, потому что адаптация вторично изменяющихся частей тела в каждой индивидуальной жизни точно соответствовала бы измененной функции части тела и передавалась бы потомкам, и у них снова была бы подвержена такой степени вариации, согласно принципу гистонального отбора, которая могла бы быть обусловлена дальнейшим развитием первичной части тела. вариация. Простота объяснения поражает, если бы только оно было в то же время правильным! Но существует целый ряд фактов или, скорее, группы фактов, которые доказывают, что причины коадаптации не заключаются в наследовании функциональных модификаций, и это необходимо признать, даже если мы, возможно, еще не в состоянии сформулировать причины коадаптации и сказать, достаточен ли естественный отбор для ее объяснения или нет.

Я должен сначала указать, что коадаптация происходит не только в *активно, но и в пассивно функционирующих частях*. Очень многочисленные поучительные примеры можно найти среди членистоногих, весь скелет которых относится к этой категории. Было высказано возражение, что она не является полностью пассивной, но что, подобно костям позвоночных, она стимулируется сокращением мышц и вызывается функциональной реакцией, и что она утолщается в местах, где задействованы сильные мышцы, и становится или остается тонкой там, где она не подвергается никакому напряжению со стороны мышц. Но это не так, поскольку хитиновый скелет может оказывать сопротивление мышечным сокращениям только тогда, когда он перестает быть мягким, каким он становится сразу после выделения. Как только он затвердеет, его уже нельзя будет переделать, и в лучшем случае он может стереться снаружи

при длительном использовании. Доказательством этого является необходимость линьки, которая необходима всем членистоногим до тех пор, пока они продолжают расти, но не наступает позже. Каждый, кто наблюдал за ростом насекомого или ракообразного, хорошо знает, что линьки или экдизы часто сопровождаются большими изменениями и едва ли когда-либо протекают без некоторых незначительных изменений в форме тела, особенно конечностей, с их зубами, щетиной, шипами и так далее. Эти новые или трансформированные части формируются до сбрасывания старого хитинового панциря и под его защитой, и они возникают в результате развития или трансформации живого мягкого матрикса скелета, гиподермы, которая состоит из клеток и является настоящей кожей. Таким образом, они, должно быть, возникли у предков наших современных членистоногих таким же образом, то есть не путем постепенной модификации *во время* использования, а путем небольшой внезапной трансформации перед использованием. Этапы трансформации могли быть очень небольшими, щетинка могла стать немного длиннее на второй стадии жизни, чем на первой, или вместо пяти щетинок на определенном участке может быть шесть на второй или третьей стадии жизни; но вариации в филогенетическом развитии всегда должны быть вызваны зародышевыми вариациями, которые проявляются изнутри вариации на соответствующей стадии развития. Но та часть, которая менялась, может функционировать только после того, как она стала твердой и неизменяемой.

Если четко помнить об этих обстоятельствах, они предоставляют совершенно ошеломляющую массу доказательств против взглядов ламаркианцев.

Более того, неверно даже то, что самые толстые части внешнего скелета - это те, в которые вставлены мышцы. Надкрылья жуков служат лучшим доказательством обратного, поскольку в них вообще нет мышц, тем не менее у многих видов они являются самой твердой и толстой частью всего хитинового панциря. Причину искать далеко не нужно; они защищают крылья и мягкую кожу спины, которая скрыта под ними, и в это вставлены мышцы!—отношение, которое может быть объяснено только его пригодностью для достижения цели, а не как следствие какого-либо прямого эффекта.

Когда мы вспоминаем о происхождении — которое мы только что описали — внешнего скелета из мягкого слоя клеток под ним, толщина хитинового скелета, которая очень различна в разных местах у одного и того же животного, но всегда адаптирована к своему концу, представляет собой случай коадаптации в частях, выполняющих чисто пассивную функцию. Утолщенная часть не может быть вызвана введением мышцы, но она всегда появляется заранее, по внутренним причинам, чтобы мышца оказывала достаточное сопротивление. Возможно, рядом с ним может находиться край сегмента, и в этом месте хитиновый скелет почти внезапно истончается до суставной мембраны, способной сгибаться, не *потому что* в этом месте мышцы не напрягались, а для того, чтобы два сегмента могли соединяться подвижно. Таким образом, нигде во всем теле членистоногого адаптация скелета в отношении толщины и силы сопротивления не может регулироваться самой функцией, а только процессами отбора, которые придают каждой точке необходимую толщину, чтобы эффективно выполнять свою функцию, будь то обеспечение сопротивления напряжению мышц, или придание гибкости суставам, или придание необходимой твердости для укуса добычи, или для вгрызания в дерево или землю, или просто для защиты животного от внешних повреждений.

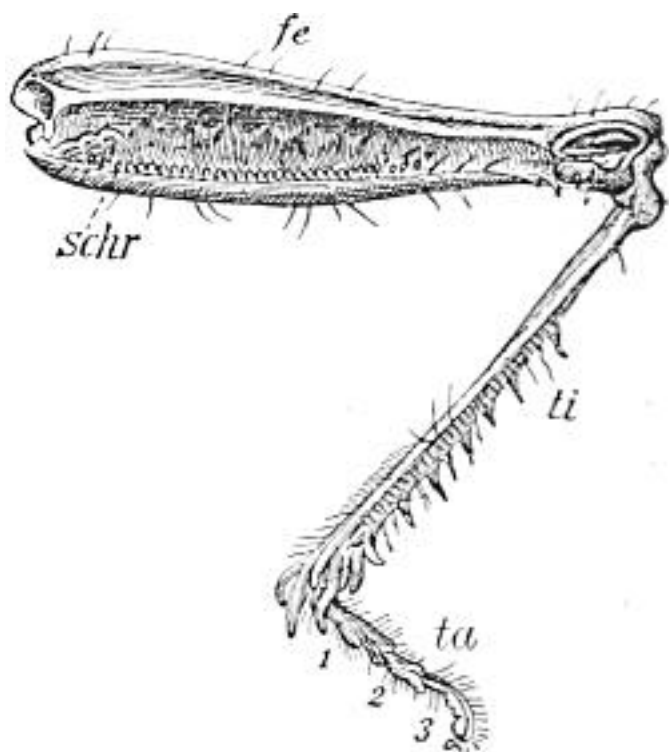


Рис. 91 (повторяется). Задняя нога кузнечика (*Stenobothrus protorma*), следующего за грабером. *fe*, бедренная кость. *ti*, большеберцовая кость. *ta*, предплюсневые суставы. *сшр*, выступающий гребень.

Однако существует множество индивидуальных функций членистоногих, осуществление которых зависит от одновременной смены нескольких частей скелета; как, например, многие из "поющих" или голосовых аппаратов у насекомых. Совсем недавно такие голосовые органы были обнаружены у муравьев, у которых они состоят из небольшой полосатой области на поверхности третьего брюшного сегмента и острого гребня на переднем сегменте; последний трется о первый в результате движений двух сегментов. Совершенно аналогичный "стрекочущий орган" давно известен у муравья-пчелы (*Mutilla*), и свистящий звук, производимый им, легко слышим нашими ушами; более того, Август Форель слышал его у большого лесного муравья (*Camponotus ligniperdus*) и описал его как "сигнал тревоги", который животные подают друг другу при приближении опасности — наблюдение, которое недавно было подтверждено Васманном и расширено Робертом Браутоном в отношении индийских муравьев. Все эти приспособления для производства звука всегда зависят от двух органов, из которых один напоминает смычок, другой - струны скрипки; одно не имеет ценности без другого, и поэтому они должны были развиваться одновременно, но они не могли возникнуть в результате использования и наследования результатов использования, потому что оба они представляют собой мертвые хитиновые части, которые никогда не укрепляются от трения друг о друга при движениях брюшка, а скорее изнашиваются.

То же самое верно и для органов стрекотания кузнечиков, жуков и сверчков; во всех случаях они состоят из двух различных частей, которые вместе производят звук и которые, следовательно, должны были возникнуть одновременно и происхождение которых не может быть отнесено к наследованию результатов физических упражнений, а скорее к отбору. Таким образом,

возможно, что совместная адаптация по крайней мере двух частей может иметь место даже при полном исключении гипотетического принципа Ламаркизма.

Когда я говорю, что здесь мы имеем дело с двумя частями, приспособленными друг к другу, то, строго говоря, преуменьшаю значение этого случая, поскольку, например, у сверчков и саранчи имеется целый ряд похожих на колышки хитиновых сосочков (рис. 86), так называемых "мостиков", каждый из которых, должно быть, возник сам по себе в результате изменения соответствующего участка кожи. По крайней мере, я не вижу оснований для предположения, что хитиновые поверхности, на которые теперь помещен "мост", обязательно, по внутренним причинам, менялись именно по линии моста, как это и произошло.

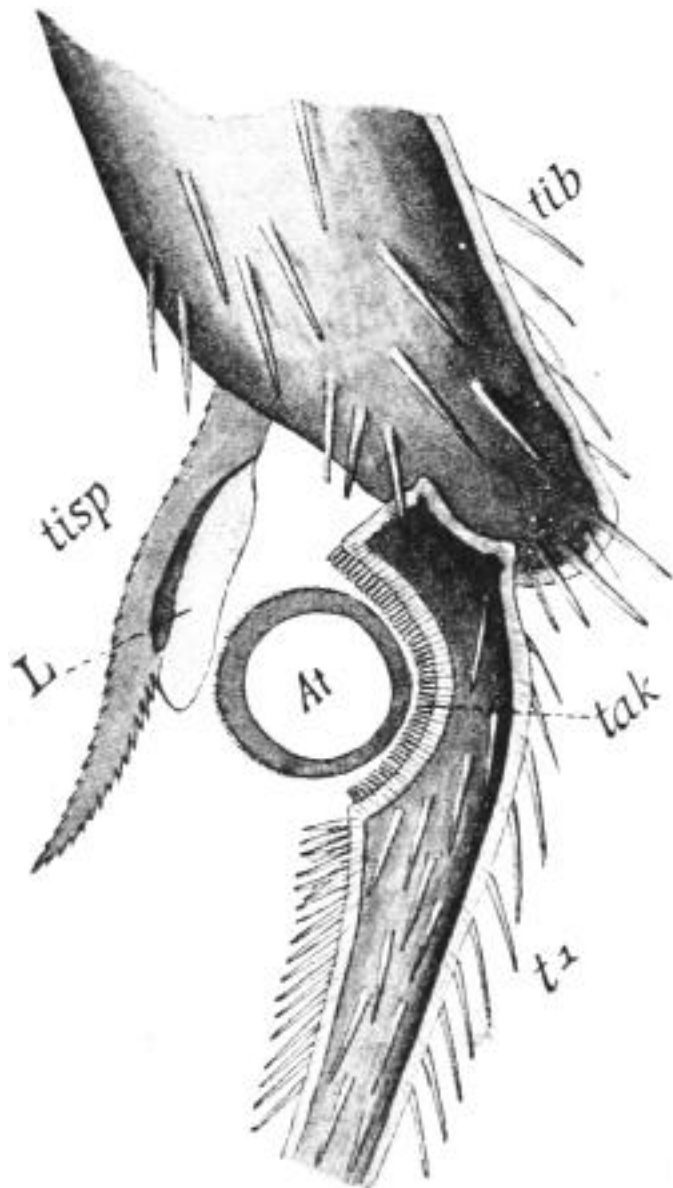


Рис. 102. Почистите ножку пчелы (*Номада*) щеткой. голень, конец большеберцовой кости. t^1 , первый сустав предплюсны со щеткой и ее гребнем (*так*). Между ними и острой частью большеберцовой кости (*tisp*) с ее выступом (*L*) указано поперечное сечение антенны (*At*). Взято из препарата доктора Петрункевича.

Поучительные примеры совместного приспособления нескольких частей к общему действию в органах, не подчиняющихся принципу Ламаркизма, дают разнообразные приспособления для чистки усиков - носителей органа обоняния, которые так важны для жизни насекомых (рис. 102). Здесь даже приспособление выемчатого участка на большеберцовой кости передней ноги к цилиндрической форме антенны, которая проходит через нее, иногда настолько поразительно (рис. 102, *так*), что можно подумать, что оно возникло в результате постепенного износа; однако это невозможно, поскольку мы имеем дело с твердыми мертвыми хитиновыми поверхностями и, более того, не с твердой массой, подобной заточке, которая стирается ножом, а с полый тонкостенной трубкой. В настоящее время у муравьев, пчел и мух-ихневмонов полукруглое углубление содержит маленькие, заостренные, треугольные пилообразные зубья, близко посаженные, как у гребенки (*так*), и устройство становится пригодным для использования благодаря тому факту, что твердый отросток (*шипик*), сросшийся с концом большеберцовой кости, нависает над выемкой и прижимает к ней антенну. У многих видов этот корешок двойной, или он снабжен тонкой расческой или лопаткой (рис. 102, *L*), или рядами зубьев, или короткой щетиной; короче говоря, он может быть оснащен самыми разными способами. Нередко, как у ос родов *Sphex*, *Scolia*, *Ammophila*, сам позвоночник также изогнут полукругом на поверхности, направленной к выемке, и это может быть достигнуто самыми разными способами, либо изгибом всей толщины позвоночника, либо наличием гребня, который является вогнутым на его внутренней поверхности. Я бы никогда не подошел к концу, если бы стал перечислять все замечательные детали, которые можно найти в двух основных частях этого аппарата и которые очень ясно показывают, насколько важно их взаимодействие при выполнении функции очистки антенн. Такое совмещение двух основных частей не могло быть осуществлено в соответствии с принципом Ламаркизма; следовательно, адаптация должна была произойти каким-то другим способом.

То же самое демонстрируют ноги и другие придатки насекомых и ракообразных, которые приспособлены для выполнения самых разнообразных функций и отдельные участки которых должны быть соотнесены, если мы хотим, чтобы выполнение этой функции было возможным. Давайте рассмотрим только строение клешней у ракообразных и скорпионов. Здесь также создается впечатление, что отросток последнего сустава лапы, который функционирует как рычаг когтя, должен был возникнуть как прямой результат использования, в результате давления предмета, крепко удерживаемого последним суставом, подвижной половиной когтя. Кроме того, часто на неподвижном лезвии когтя появляются зубовидные выступы (рис. 103). Но как они могли возникнуть в результате прямого воздействия давления, поскольку они всегда предварительно формируются в мягком состоянии придатка *перед использованием* и используются только после того, как он полностью затвердеет. Мягкие ракообразные, так называемые "масляные крабы", которые только что сбросили панцирь, осторожно отползают и избегают пользоваться своими конечностями до тех пор, пока они снова не станут твердыми. Здесь мы также имеем дело с совместной адаптацией двух частей, которые различаются независимо и на которые не может повлиять принцип Ламаркизма.

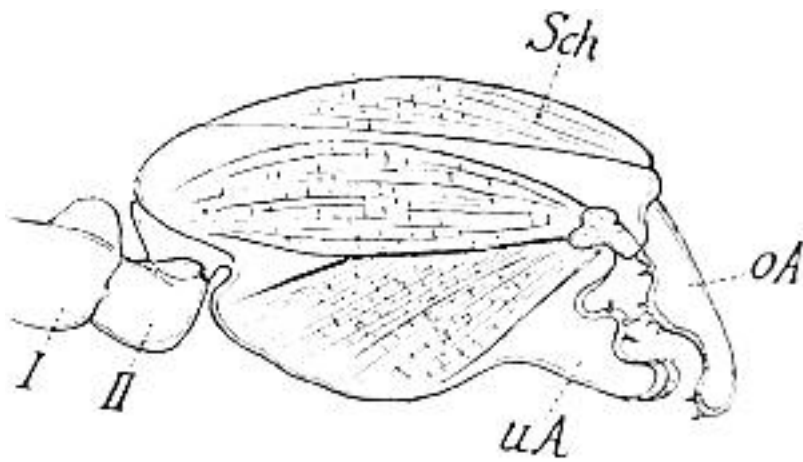


Рис. 103. Коготь (Sch) на ноге "Пляжной мухи", амфиподового ракообразного (*Orchestia*). I, II, два первых соединения. uA, нижняя лопасть когтя, неподвижное продолжение предпоследнего сустава. oA, верхняя лопасть когтя, подвижный последний сустав; бугорки и углубления двух лопастей подходят друг к другу. After F. Müller.

Но придатки представляют собой более сложные примеры взаимной адаптации. Таким образом, отдельные участки передней ножки кротового сверчка (*Gryllotalpa*) сильно различались, но в то же время совершенно отличались друг от друга, и все вместе образует наиболее эффективное копательное орудие. С его помощью животное раскапывает землю перед собой справа и слева, и для этого оно совершает обеими ногами одновременные движения наружу, которые в остальном совершенно необычны для насекомых, и делает это с такой силой, что Резель фон Розенхоф увидел, как таким образом оттолкнулись два тела, каждое весом в три фунта. В данном случае четыре главные части голени (рис. 104), тазобедренный сустав (cox), бедренная кость (fe), большеберцовая кость (tib) и предплюсна (tars) настолько приспособлены друг к другу по форме, суставам, толщине скелета и размерам, что они не могли изменяться иначе, как по отношению друг к другу, но каждая часть изменялась индивидуальным образом. Наиболее примечательной из всех является короткая широкая большеберцовая кость, снабженная четырьмя большими твердыми зубами, которые должны копать землю на манер лопаты, в то время как непропорционально тонкие и слабые предплюсневые суставы, последний из которых имеет два совершенно прямых шипа вместо когтей, направлены вверх и не касаются земли, поскольку больше не используются для ходьбы. Резель предположил, и, вероятно, правильно, что они используются для чистки лопаты, когда она забивается землей, поскольку животное не может чистить ее ртом. Эти совершенно необычно сформированные части конечности не могли стать тем, что они есть, как прямые результаты использования, потому что, во-первых, наружу были бы направлены не их широкие поверхности, а их узкие края, которые легче всего прорезали бы землю. Своеобразный изгиб, сначала вогнутый, затем выпуклый, внешней поверхности копающей лапы - это именно то, что лучше всего приспособлено для врезания в землю и последующего раздвигания, но это не то, чем это стало бы, если бы хитиновая стенка уступила давлению земли и приспособилась к нему. Но, поскольку мы снова имеем дело с хитиновым скелетом, не может быть и речи о прямом эффекте использования, и, как мне кажется, следует признать, что здесь мы имеем случай совместной адаптации по крайней мере семи различных частей, которые изменялись независимо друг от друга, без какой-либо помощи принципа Ламаркизма.

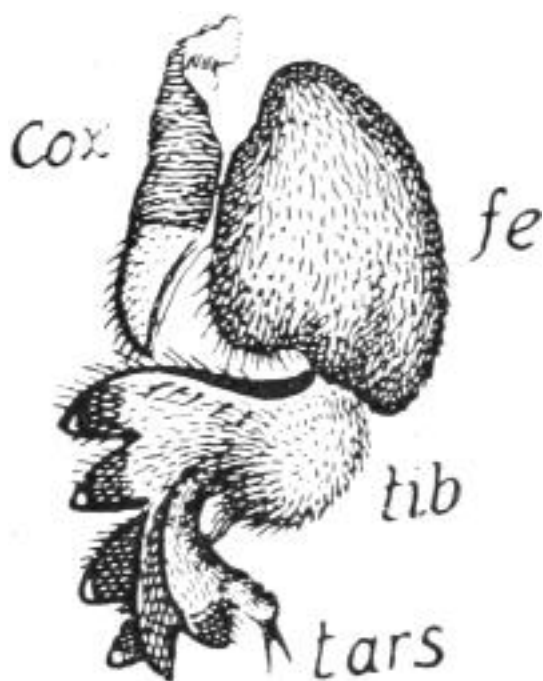


Рис. 104. Роющая ножка кротового сверчка (*Gryllotalpa*). *cox*, тазобедренная кость, прикрепляющая конечность к грудной клетке. *fe*, короткая широкая бедренная кость. *голень*, большеберцовая кость, образующая широкую лопату с шестью большими острыми зубьями. *tars*, предплюсневые суставы, которые повернуты вверх и не могут использоваться при передвижении. После Rösel.

Но можно было бы привести гораздо более сложные случаи, чем этот, если бы мы были в состоянии точно оценить функциональную ценность отдельных частей жилкования крыльев у разных насекомых, поскольку хорошо известно, что это жилкование служит систематику основой для определения родов, особенно у чешуекрылых и перепончатокрылых. Иными словами, он варьируется от рода к роду характерным образом, очевидно, соответствующим различиям в форме крыльев и в самом полете. Но, к сожалению, мы все еще далеки от того, чтобы выдвигать более чем общие гипотезы относительно значения удлинения и усиления или, наоборот, дегенерации или элиминации той или иной вены. Однако из крайних случаев, таких, например, как обильное жилкование у хороших летунов с большими крыльями и скудное жилкование у плохих летунов с маленькими крыльями, мы узнаем, по крайней мере, так много, что степень и даже способ жилкования имеет определенное отношение к функции крыла, и это мы могли бы предположить. Но эти жилки крыльев, поскольку они служат опорой для слабой перепонки крыльев, представляют собой чисто хитиновые структуры, части скелета, которые даже не обновляются время от времени, как части скелета ноги и многих других частей насекомого. Поскольку сначала они закладываются в куколку в виде мягких ниточек клеток, такими они и остаются, и их начинают использовать только тогда, когда они полностью затвердеют. Следовательно, они никогда не могли изменяться в результате использования в ходе филогенетического развития видов и родов, и принцип Ламаркизма не может играть никакой роли в их преобразованиях. Но если они следуют за самыми тонкими изменениями, которые мы не можем точно продемонстрировать, всей поверхности крыльев и способа полета, подобно тому как за человеком следует его тень, должен существовать какой-то другой принцип, который приспособливает орган к его функции и который способен постоянно приспособливать

большое количество отдельных жилок крыльев наиболее выгодным для общей функции образом. Таким образом, здесь мы имеем положение вещей, в точности соответствующее тому, которое достигается при трансформации активно функционирующих частей, образующих систему с общим совместным действием, как, например, в случае, который мы впервые обсудили, с оленьими рогами.

Другие, еще более сложные примеры гармоничной адаптации пассивно функционирующих частей тела представлены отметинами животных, такими как отметины на крыле бабочки. Цвета играют лишь пассивную роль, независимо от того, обусловлены ли они только пигментами, или структурой, или и тем, и другим в сочетании. Когда окраска поверхности подвергается адаптивным изменениям, это не может быть связано с каким-либо действием цвета, но должно зависеть от адаптации посредством отбора. Тем не менее, хорошо известно, что существует множество крыльев бабочек, поверхность которых имеет разный цвет и различные оттенки окраски на своих разных частях, и что вместе они образуют рисунок, изображающий лист, кусочек коры, камень, поросший лишайником, глаз и так далее. В таком случае отдельные цветочные пятна находятся в особом, косвенном отношении друг к другу; хотя они независимы друг от друга в своих вариациях, они не безразличны и обусловлены случайностью, поскольку вместе они создают общую картину; это гармоничное сочетание многих частей, где принцип Ламаркизма абсолютно исключен.

Возможно, можно возразить, что эта миметическая картина возникает не сразу, а очень медленно в ходе длинного ряда поколений и, более того, видов. Конечно, так и должно быть; простые начала усложняются и совершенствуются на протяжении долгих веков. Это подразумевается в принципе отбора, как мы его понимаем. Но неужели кто-нибудь предполагает, что гигантские рога гигантского оленя развились за несколько поколений? В этом случае тоже не должны ли были многочисленные расы сменять друг друга до того, как примитивные рога достигли таких огромных размеров? Если предположить, что у вторично изменяющихся частей, мышц, сухожилий, нервов и костей, было достаточно времени для адаптации посредством *зародышевых* вариаций, поскольку все эти части функционируют активно и могут без труда удовлетворить в индивидуальной жизни возросшие требования, предъявляемые к ним небольшим увеличением размера рогов. Ибо определенным и несомненным следствием физических упражнений, их более активного использования, является укрепление функционирующих частей тела.

Таким образом, соответствующая зародышевая вариация вторично изменяющихся частей может быть отложена на некоторое время без того, чтобы индивид стал менее эффективным или был вынужден уступить в борьбе за существование. Я, однако, ни на минуту не утверждаю, что это включает в себя все объяснение феномена коадаптации; напротив, я надеюсь вскоре показать, что мы можем в таких случаях предполагать преобладание вариационных тенденций в благоприятном направлении и что, таким образом, существует косвенная связь между полезностью вариации и ее фактическим возникновением. Прежде всего, однако, я должен сослаться на другую группу фактов, на которые я указал, которые также показывают, что одновременная коадаптация различных частей может возникать при определенных обстоятельствах, хотя принцип Ламаркизма должен быть исключен. Таковы факты, представленные нам стерильными формами тех насекомых, которые, подобно пчелам, термитам и муравьям, живут вместе в больших сообществах.

Муравьи и пчелы представляют для нас особый интерес в этой связи, потому что за ними долгое время внимательно наблюдали ряд выдающихся натуралистов, и большинство их жизненных функций были точно изучены. Со времен "Старого Петера Хубера" в Женеве снова и снова появлялись превосходные наблюдатели, которые посвящали почти всю свою жизнь - работу и таланты - более полному изучению этих замечательных животных. Эти насекомые представляют для нас здесь интерес, потому что в ходе социальной жизни возник тип особи, который отличается по строению многих частей тела как от самца, так и от самки, хотя он стерилен и не размножается, или размножается в столь редких случаях, что этот факт не имеет значения при рассмотрении происхождения нынешнего строения тела. Как хорошо известно, эти бесполое, или, лучше, рабочие особи, являются у муравьев и пчел самками, которые отличаются от настоящих самок не только меньшим размером и бесплодием, но и многими другими моментами. Среди муравьев, например, они абсолютно бескрылы, и в то же время у них гораздо меньшая и по-другому сформированная грудная клетка и более крупная голова. Но самым поразительным моментом является разница в их инстинктах, ибо, в то время как самки, озабоченные только размножением, спариваются и откладывают яйца, именно рабочие кормят и чистят беспомощных появляющихся личинок и помещают их в безопасные места, выносят куколок на теплый солнечный свет, а затем снова возвращают в защищенное гнездо, сами строят это гнездо и содержат его в порядке после сбора или подготовки материала для него; только они защищают колонию от нападений врагов, предпринимают хищнические вылазки, нападают на гнезда других муравьев и занимаются охотой на них. упорный борется с ними.

Как могли возникнуть все эти особенности, если рабочие не размножаются или делают это только в исключительных случаях и, в любом случае, неспособны к спариванию и, следовательно, — по крайней мере, среди пчел — производят только мужское потомство? Очевидно, что это не могло произойти в результате передачи последствий использования и неиспользования, поскольку они не оставляют потомства, которому что-либо могло бы быть передано.

Герберт Спенсер пытался отстаивать положение о том, что характер современных работников уже существовал в досоциальном состоянии, то есть до того, как муравьи начали образовывать колонии, и что, следовательно, они не развились заново, а только сохранились. Но даже если признать это в отношении заботы о выводке и строительного инстинкта, остается так много того, чего не могло быть на той стадии, что проблема происхождения этих новых признаков остается нерешенной. Крылья, например, у муравьев могли быть утрачены только тогда, когда появились самки, которые не размножались, поскольку спаривание муравьев связано с брачным полетом высоко в воздухе. Крылья не просто отсутствуют у рабочих, они даже не развиваются у куколок; они, как показал Девиц, присутствуют даже сейчас у личинки в виде имагинальных дисков, но начиная со стадии куколки они дегенерируют, и сегменты грудной клетки, к которым они прикреплены, также кажутся маленькими и измененными. Следовательно, должно было произойти изменение зародышевой плазмы, и этим объясняется тот факт, что зачатки крыльев больше не развиваются и что грудная клетка развивается иначе, чем в то время, когда животные были еще фертильны.

Действительно, было сказано, что нет необходимости предполагать вариацию зародышевой плазмы, поскольку дегенерация крыла может быть вызвана плохим питанием. Это мнение основано на том факте, что у пчел рабочие особи действительно происходят от личинок женского пола, которые получали скудный рацион, бедный азотистыми элементами, в то время

как те же самые личинки женского пола, получавшие обильный рацион, богатый азотом, развиваются в маток.

Но даже если мы можем предположить, что у большинства муравьев существует аналогичная разница в способе питания, поскольку рабочие значительно меньше фертильных самок, было бы совершенно ошибочно заключать, что разница между двумя типами основывается исключительно на различиях в рационе питания. Уничтожение отдельного органа еще никогда не определялось плохим и скудным питанием; это все животное со всеми его частями дегенерирует и становится маленьким и слабым. Часто, когда гусениц разных видов сажали на голодную диету, будь то в экспериментальных целях или для получения очень маленьких бабочек, еще ни разу не случилось, чтобы какой-либо отдельный орган, такой как антенна, ножка или крыло, был уничтожен или вызван дегенерацией. Я сам проводил множество подобных экспериментов с личинками мухи-бутылочницы, снабжая их с самого раннего возраста как можно меньшим количеством пищи, фактически не моря их голодной смертью, но никогда эти личинки не давали потомства мухам, у которых крылья отсутствовали или были рудиментарными.

У этих изголодавшихся мух также никогда не наблюдалось дегенерации яичников; они всегда были полностью развиты и снабжены полным количеством яичниковых труб. Именно для решения этого конкретного вопроса и были проведены эти эксперименты, поскольку мои оппоненты утверждали, что дегенерация яичников является прямым результатом неправильного питания. Но это не так. Специальные исследования в отношении муравьев, предпринятые по моей просьбе мисс Элизабет Бикфорд, показали, что анатомические результаты, достигнутые более ранними исследователями, такими как Адлерц и Леспес, в отношении дегенерации яичников у рабочих, были абсолютно правильными, и что "дегенерация" заключается не только в том, что яичниковые трубы и зачатки яйцеклетки остаются маленькими, но также и в уменьшении *числа* яичниковых труб (рис. 105); у рабочих яичниковых труб всегда меньше, чем у самок того же вида, и что "дегенерация" заключается в уменьшении размеров яичниковых труб. -что особенно важно - уменьшение количества яичниковых труб было произведено в разной степени у разных видов муравьев. У рыжего лесного муравья (*Formica rufa*) рабочие еще обладают от двенадцати до шестнадцати яичниковых труб; у лугового муравья (*Formica pratensis*) только восемью, шестью или четырьмя; у *Lasius fuliginosus* их обычно всего две (по одной с каждой стороны); а у маленького дернового муравья (*Tetramorium caespitum*) их вообще нет. Таким образом, мы имеем здесь филогенетический процесс дегенерации, который достиг разной степени у разных видов и завершился только у одного (*тетрамориум*). Дело обстоит так, как я изложил это ранее: "Элиминация типичного органа - это не онтогенетический процесс, а филогенетический", он зависит не от "простого влияния питания, которое влияет на развитие индивида, но всегда от вариаций в зародышевой плазме, которые, по всей видимости, могут возникнуть только в течение длительного ряда поколений"[14].

[14] *Aeusserer Einflüsse als Entwicklungsreize*, Jena, 1894.

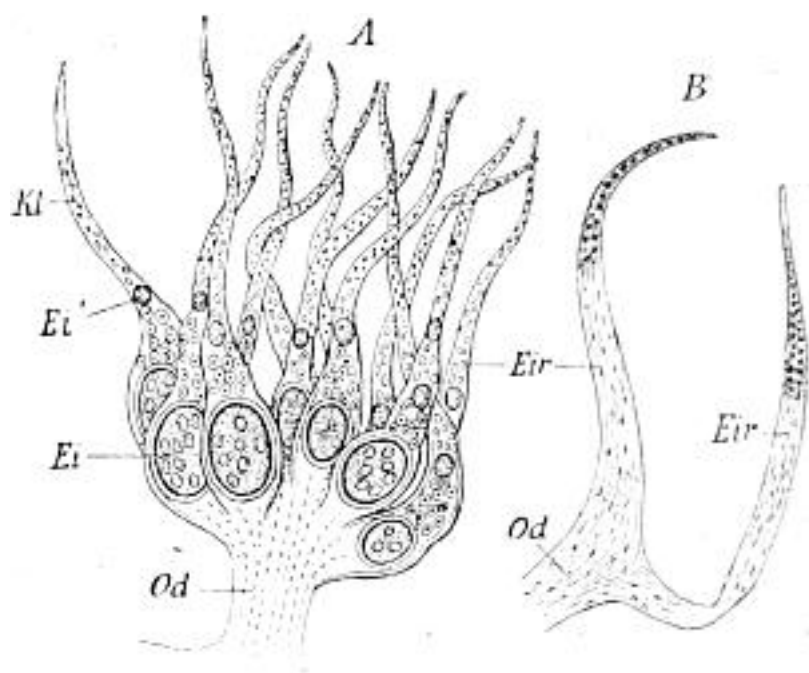


Рис. 105. Яичник фертильной муравьиной матки и яичники рабочего. *Од*, яйцевод. *А*, один яичник у *Myrmica laevinodis* со множеством яичниковых трубок, в каждой из которых находится почти зрелая яйцеклетка (*Ei*) и более молодая яйцеклетка (*Ei'*). *В*, яичники рабочей особи *Lasius fuliginosus*; в каждом яичнике только одна яичниковая трубка и нет созревающих яйцеклеток. В честь Элизабет Бикфорд.

Против этого утверждения было приведено наблюдение О. вом Рата. Согласно ему, три личинки-трутня, которых рабочие случайно накормили королевской пищей, продемонстрировали поразительные регрессивные особенности в своих половых органах. Семенники содержали только незрелые сперматозоиды (непосредственно перед выходом из куколки), а копулятивный орган полностью отсутствовал. Что в определенной степени жировой дегенерации Семенников должно быть вызвано необычной откорма не удивительно, но как мне кажется, очень сомнительно, что отсутствие копулятивного органа можно отнести к ненормальной диеты; следует определенно решить, по обнародовалиции о многочисленных случаях, ли некоторые аномальные особенности в Конституции зародышевой плазмы в этих яиц не было истинной причиной. До сих пор, к сожалению, я не был в состоянии раздобыть свежий материал, необходимый для решения этого вопроса[15]. Из всего этого должно быть очевидно, что мы не вправе рассматривать ни отсутствие крыльев, ни дегенерацию яичников как прямой результат неполноценного питания, получаемого рабочими в личиночном состоянии: но если у кого-то все еще есть сомнения по этому поводу, я могу упомянуть, что среди наших местных муравьев есть два вида, у которых рабочие такие же крупные, как фертильные самки, и что в тропической Америке встречается вид (*Myrmecocystus megalocola*), у которого рабочие крупнее настоящих самок; это должно означать, что они получали больше пищи. пища лучше, чем у самок, хотя, возможно, и не такая, как у них.

[15] Завершая свою рукопись, я отмечаю, что этот вопрос был решен три года назад, когда Кошевников имел возможность исследовать куколок-трутней, которые были ненормально выращены в маточных клетках и, следовательно, питались королевской пищей. Он нашел их половые органы совершенно нормальными и согласен со мной в том, что аномалии в случае с

Фом Ратом, должно быть, были вызваны какой-то другой причиной. (См. Отчет фон Аделунга о русской газете в *Zool. Centralblatt*, 10 сентября 1901 г.)

Из всех обсужденных нами фактов мы можем с уверенностью заключить, что различия в строении, отличающие рабочих от настоящих самок, зависят не от влияния более бедного рациона питания на протяжении жизни индивида, а от вариаций первичных составляющих зародыша; мы должны понимать, что зародышевая плазма муравьев содержит, помимо мужских и женских признаков, особые признаки рабочих, у которых определяющие элементы крыла и завязи в некоторой степени дегенерированы, в то время как определяющие элементы других частей, таких как мозг, более развиты. Однако способ питания и, возможно, смешивание с пищей особого секрета слюнных желез действует как стимул, который определяет, следует ли высвободить тот или иной вид ид, то есть стать активным и вступить на путь развития.

Доказательство этой точки зрения, как мне кажется, можно найти в существовании переходных форм между рабочими и настоящими самками, которые впервые были доведены до всеобщего сведения Форелем. Возможно, было бы лучше назвать эти формы "беспородными", поскольку их различные части не поддерживают промежуточного звена между двумя типами, но многие части соответствуют типу рабочего, а другие - типу истинной женщины. Так, Форел дважды находил гнездо рыжего лесного муравья, в котором содержалось большое количество этих смешанных форм, все из которых обладали маленькой головой и большой изогнутой грудной клеткой королевы, но в остальном напоминали рабочих размерами и внешним видом, а также дегенерацией яичников. Многие из них были очень маленькими, всего 5 мм. в длину, и, вероятно, получали очень мало пищи, и, согласно теории прямого воздействия, это должны были быть чистые рабочие. То, что они обладали головой и грудной клеткой королевы, является доказательством того, что признаки обеих форм особи присутствовали в зародышевой плазме в качестве первичных составляющих или даже целых идентификаторов. При нормальных обстоятельствах активировался бы только один вид этих идентификаторов, либо идентификатор работника, либо идентификатор королевы, но при ненормальных обстоятельствах они оба могли бы активизироваться одновременно, и тогда на одной части тела был бы нанесен символ королевы, на другой - символ рабочего. Форел наблюдал одно из таких гнезд два года подряд, и оба раза находил смешанные формы в большом количестве^[16]. На второй год он обнаружил большое количество вновь появившихся особей этого типа. Я уже сделал вывод из этого наблюдения, что смешанные формы, вероятно, в оба года были потомством одной и той же матери, и это вполне могло быть так. Мой дальнейший вывод о том, что смешанные формы должны происходить из-за какой-то аномалии в строении зародышевой плазмы материнских яйцеклеток, уже не кажется мне таким убедительным, как раньше, потому что за это время мы узнали от неутомимого исследователя муравьев Патера Васманна, что существует другое возможное объяснение этих смешанных форм; оно тоже основано на гипотезе, но оно настолько интересно, что я должен вкратце изложить его вам.

^[16] Среди муравьев существуют различные виды "смешанных форм", которые могут быть обязаны своим происхождением различным условиям, как подробно показали Форел, Васманн и Эмери.

Подобно Форелю и мне, Патер Васманн предполагал, что причина такого рода смешанной формы (так называемого псевдожизненного рабочего) заключалась в аномалии строения зародышевой плазмы, но теперь он рассматривает это как результат изменения способа

выращивания, установленного рабочими по отношению к личинкам женского пола, или королевским особям, из-за нехватки рабочих. Гипотеза звучит очень смелой, но она хорошо обоснована, по крайней мере, в том смысле, что действительно есть причина, по которой в определенное время в некоторых колониях муравьев должна возникать нехватка самок, и это, безусловно, может побудить рабочих, отвечающих за личинок, кормить самок рабочей пищей, чтобы вырастить их для оказания необходимой помощи.

Эта причина кроется в случайном присутствии жука-паразита, *Lomechusa strumosa*, о личинках которого, как ни странно, муравьи заботятся и кормят его, как своих собственных, а взамен они поедают личинок муравьев, часто уничтожая их в больших количествах. Васман сообщает нам, что личинки-паразиты вырастают как раз в то время, когда муравьи выращивают своих рабочих, и поэтому именно они становятся жертвами личинок-ломехуз, и в результате нехватка молодых рабочих вскоре должна дать о себе знать. Рабочие стремятся извлечь из этого пользу, выращивая в качестве рабочих всех личинок, ранее предназначенных для маток. Но это удастся лишь частично, потому что развитие в сторону настоящих самок уже началось; так возникают смешанные формы.

Это объяснение скорее висело бы в воздухе, если бы мы не знали, что среди пчел такие изменения в способе выращивания ни в коем случае не редкость. Действительно, они происходят регулярно, когда погибает матка улья и больше не остается "женских" яиц; затем молодых личинок-рабочих кормят королевской пищей, и они развиваются в маток. Таким образом, не может быть сомнения в том, что в силах этих насекомых высвободить для деятельности либо самок, либо рабочих самок посредством определенного способа кормления, и нет ничего противоречащего разуму в допущении возможности изменения этого влияния в ходе развития, ибо нечто аналогичное происходит и в отношении вторичных половых признаков, как, например, появление декоративной окраски у самцов уток, ставших бесплодными.

Но это изменение в способе выращивания личинок пчел приводит к появлению чистых маток, а не смешанных форм, и поэтому мы должны считать нерешенным, верно ли объяснение Васманна в данном случае и не может ли аномалия в строении зародышевой плазмы быть истинной причиной этого или других видов смешанных форм у муравьев. В любом случае, "гипотеза ломехузы" основывается на предположении о различных типах *id* в зародышевой плазме, как прямо заявляет Патер Васманн, и различия между рабочими муравьями и муравьиной маткой имеют свою причину в этом, а не непосредственно в виде пищи для личинок.

Если бы в зародышевой плазме не было разных идентификаторов, соответствующих разным типам особей, в колонии действительно мог бы возникнуть своего рода полиморфизм из-за различий в питании, но он не мог бы быть такого рода, который мы видим сейчас, то есть резко выраженной дифференциации особей в адаптации к их различным функциям. Это предполагает наличие в зародыше элементов, которые могут медленно и последовательно изменяться в определенном направлении, не вызывая никаких изменений в остальной части зародыша.

Такое положение дел придает филетической эволюции рабочих большое теоретическое значение, поскольку доказывает, что как положительные, так и отрицательные вариации самых разнообразных частей тела, что одновременные и коррелятивные вариации многих частей могут иметь место в ходе филогенеза без участия фактора Ламарка. До сих пор я не придавал

особого значения степени различий, возникающих между рабочими и матками; но теперь я должен добавить, что эта степень может намного превышать ту, с которой мы знакомы у наших обычных местных муравьев, как в отношении инстинктов, так и в отношении формы тела. Даже у рыжего амазонского муравья из Западной Швейцарии, *Polyergus rufescens*, мы обнаруживаем совершенно новый инстинкт[17], который заключается в похищении куколок других видов муравьев не для того, чтобы пожирать их, а для того, чтобы привести их в свое собственное гнездо и таким образом обеспечить себе "рабов". Ибо эти рабочие чужого вида, появившиеся в чужом гнезде, естественно, считают место своего рождения своим домом и делают там то, что побуждает их инстинкт, и то, что они сделали бы в гнезде своих родителей: они кормят личинок, приносят еду, собирать строительные материалы и так далее. Домашняя деятельность рабочих вида-хозяина, таким образом, становится излишней, и они перестали ею заниматься и теперь полностью утратили способность заботиться о своем выводке, искать пищу и содержать гнездо в порядке. Они даже забыли, как самим добывать пищу, потому что их всегда кормят "рабы". Форель сообщает нам — и я сам повторил эксперимент, — что *работники Polyergus*, которых запирают с каплей меда на полу их тюрьмы, оставят его, свое любимое блюдо, нетронутым и, в конце концов, умрут с голоду, если только один из их "рабов" не будет заперт вместе с ними. Как только это происходит, и рабыня замечает мед, она вкушает его, а затем подходит "госпожа" и гладит "рабыню" своими усиками, чтобы обозначить свои желания, после чего "рабыня" продолжает кормить ее из своего урожая.

[17] "Новый" в том смысле, что инстинкт не проявляется у большинства рабочих муравьев, что он не встречался у первобытных предков современных муравьев. Однако это проявляется у ряда современных форм и даже у некоторых немецких видов.

Но в то время, как *рабочие Polyergus* забыли свои домашние привычки и даже перестали распознавать пищу, в их челюстях произошли замечательные изменения; они потеряли тупые зубы по внутреннему краю, которые у других видов служат для пережевывания пищи, захвата строительных материалов и других домашних занятий, и превратились в острое оружие, изогнутое в виде сабли, очень хорошо приспособленное для протыкания головы врага, но также и для похищения куколок, потому что они могут хватать их, не причиняя им никакого вреда.

Никто не усомнится в том, что хищнические экспедиции амазонских муравьев и привычка создавать рабов могли развиться только после того, как долгое время существовала привычка жить большими компаниями, и этот случай доказывает, что изменения инстинктов, а также строения тела, могут иметь место даже после того, как рабочие долгое время были стерильны. Этот случай тем более поучителен, что *кажется*, что это произошло из-за передачи недавно приобретенного и унаследованного образа жизни, в то время как на самом деле эти работники Амазонки ничего не могут передать, потому что у них нет потомства. Но если старые инстинкты могут быть утрачены, а новые приобретены, когда исключается всякая возможность наследования, мы видим, что Природа не нуждается в ламарковском факторе модификации для своих преобразований и новых приспособлений.

Если мы хотим ясно понять, что при этих изменениях мы имеем дело не просто с изменением одной части, но со многими частями, которые все работают вместе, нам стоит только подумать о еще более поразительных физических изменениях, которые произошли у многих тропических муравьев и которые привели к диморфизму рабочих. У многих видов, конечно, разница заключается только в размерах, так что можно отличить крупных рабочих от мелких, и первые

иногда в пять раз крупнее последних. Но даже у южноевропейской *Pheidole megaloccephala*, которая в изобилии водится в Италии, более крупные рабочие также отличаются по строению от более мелких, поскольку у них огромная голова с мощными челюстями. Обычно их называют "солдатами", и им поручается защита колонии. Эмери прямо заметил в отношении *Colobopsis truncata*, муравья, живущего в стволах деревьев, что солдаты с их огромными головами заняли все входы в гнездо, готовые схватить любого незваного гостя своими мощными челюстями. У муравья сауба (*CECodoma cephalotes*) Бейтс описал три разных типа работников, различающихся по размеру, и хотя он не смог с уверенностью определить, в чем заключается конкретная функция каждого из них, не может быть никаких сомнений в том, что у них есть особые должности, и что различия в их структуре являются адаптацией к различиям в их функциях. То же самое верно и для индийского муравья, *Pheidologeton diversus*, изображенного на рис. 106, тремя формами рабочих которого я обязан доброте профессора Августа Фореля.

Если увеличение размеров головы и челюстей должно повлечь за собой увеличение толщины скелета этих частей, а также укрепление мускулатуры головы, то отсюда следует, что нагрузка на тело должна быть больше, точно так же, как в случае увеличения веса оленьих рогов, так что скелет грудной клетки также должен был стать толще и тяжелее, мышцы и нервы ног сильнее, сочленения суставов способны оказывать большее сопротивление; короче говоря, одновременно должен был произойти целый ряд изменений других частей тела. , если первичная вариация должна была приносить пользу, а не приводить к уничтожению ее обладателя. Здесь мы снова имеем доказательство того, что совместная адаптация многих частей может происходить без какого-либо вмешательства принципа Ламаркизма, и что должен быть какой-то другой фактор, который вызывает это.

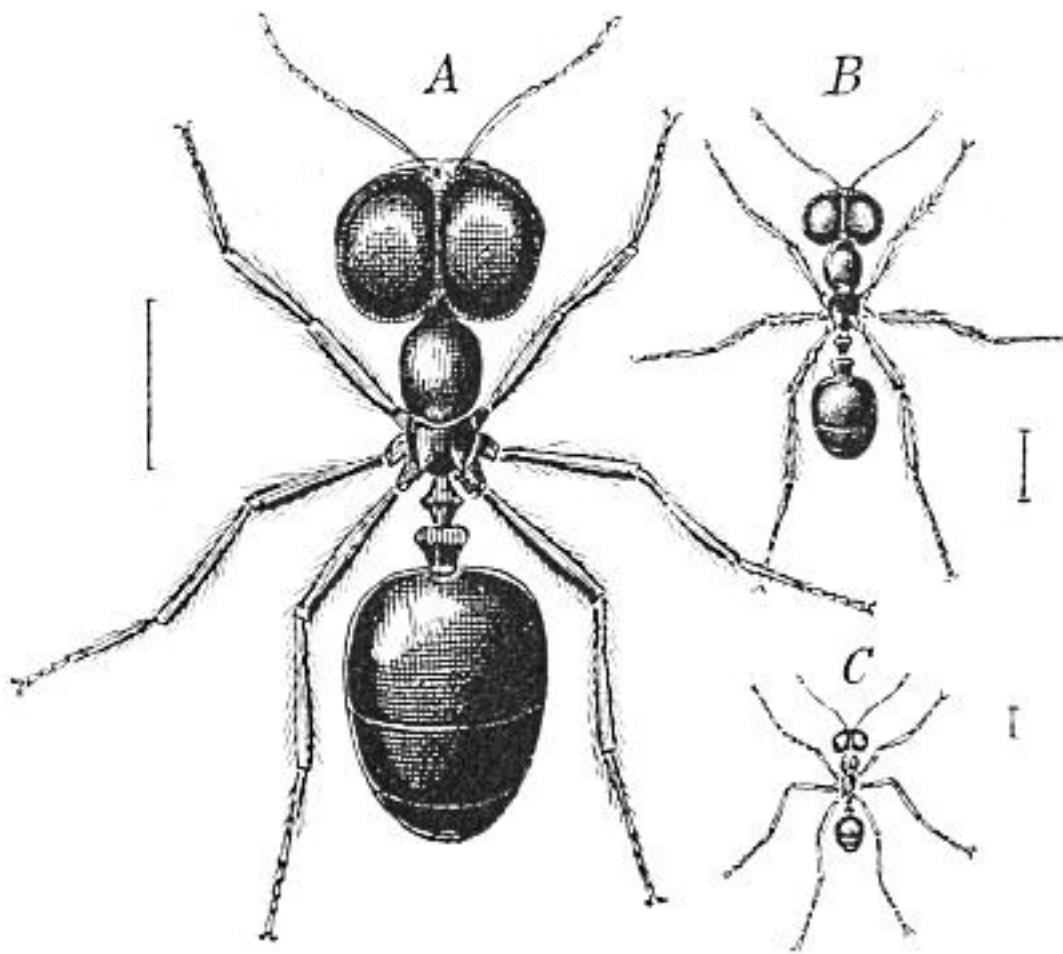


Рис. 106. Три рабочих особи одного вида индийских муравьев (*Pheidologeton diversus*), взятые из образцов, предоставленных профессором. Август Форель. А, самая крупная, В, промежуточная, С, наименьшая форма.

Где же тогда нам следует искать этот другой фактор, если не в процессах отбора, в отборе наиболее подходящих вариаций среди всех тех, которые встречаются? Мы сталкиваемся с альтернативой: либо выработать достаточное объяснение с учетом этого фактора, либо вообще отказаться от попыток объяснения. И все же применение принципа отбора по отношению к бесполом особям колониобразующих насекомых отнюдь не просто, ибо, поскольку рабочие особи стерильны, их модификация посредством процессов размножения не может начаться непосредственно с них самих. Для разведения отбираются не рабочие особи, демонстрирующие наиболее подходящие вариации, а только их родители, половые особи, и то в зависимости от того, производят ли они лучших рабочих или худших. Именно так смотрел на этот вопрос Дарвин, и его точка зрения подтверждается одной особенностью в составе этих колоний животных, значение которой становится очевидным в связи с этой проблемой. Давно известно, что в пчелином улье содержится от 10 000 до 20 000 рабочих, но только одна настоящая самка, так называемая матка, и значение этого замечательного устройства, вероятно, заключается в том, что адаптация рабочих посредством естественного отбора становится гораздо более легкой, *поскольку все они являются потомками одной пары*. Отбираются не отдельные рабочие, а вся колония, то есть все потомство королевы, в зависимости от большей или меньшей степени эффективности, проявленной рабочими. Строго

говоря, это единственная королева, которая выбирается в зависимости от ее способности производить на свет превосходящих или низших работников. Колония, королева которой была неудовлетворительной в этом отношении, не смогла бы выстоять в борьбе за существование, и выжили бы только лучшие колонии и лучшие ульи, то есть за счет своих потомков. Если бы в улье содержалась сотня маток вместо одной, процесс отбора был бы намного сложнее и менее понятен, и даже вполне возможно, что производство специально модифицированных рабочих, приспособленных к своим функциям, или двух или трех различных видов рабочих вообще было бы невозможно. Ибо не очень помогло бы, если бы одна из ста самок произвела на свет работников лучшего телосложения; только большинство таких самок могло дать колонии какое-либо преимущество по сравнению с другими колониями.

Точно не установлено, всегда ли среди муравьев одна самка является основательницей целой колонии, но несомненно, что самок всего несколько. Мы знаем, что у тропических термитов яичники самок достигают таких колоссальных размеров, что одной самки, несомненно, должно быть достаточно для обеспечения потребностей самых больших колоний. Грасси действительно показал, что у южноевропейских термитов не только присутствует несколько самок, но даже рабочие часто размножаются; но термиты в целом являются обитателями теплых стран, и немногочисленные европейские виды, вероятно, едва ли представляют первоначальный состав этих животных колоний. Но о тропических видах, которые еще недостаточно изучены, мы знаем, по крайней мере, необычайные размеры тела и соответствующую плодовитость маток, и из этого мы заключаем, что в каждом термитнике может присутствовать лишь несколько особей[18].

[18] Ингве Шостедт недавно установила, что термитник в Африке обычно находят одна королева и один король (*швед. Akad. Abh. Bd. 34, 1902*).

Теперь, когда мы обсудили все эти факты, будет уместно подвести итоги в той мере, в какой они имеют какое-либо отношение к принятию или отвержению теории наследования приобретенных признаков.

Никаких *прямых* доказательств такой передачи найти не удалось; напротив, было показано, что все, что до сих пор выдвигалось как таковое, не выдерживает проверки при тщательном изучении; наследования ран и увечий не существует, передача эпилепсии, вызванной травмой, не только сомнительна в отношении ее причин, но даже не может рассматриваться как передача конкретного морфологического поражения.

Мы можем рассматривать как *косвенные* доказательства такие факты, которые могут быть объяснены только исходя из предположения об этом способе наследования, и в этой связи наши оппоненты ссылались, в частности, на соответствие между модификациями, приобретенными в результате использования в течение жизни индивида и выработанными посредством гистонального отбора, с филетическими преобразованиями тех же частей. Но было показано, что ряд частей, которые вообще не функционируют активно, а только пассивно, и поэтому не могут быть вызваны изменением в результате использования, подобно твердым скелетным частям членистоногих, филетически изменяются тем же определенным и прямым образом, что и те, которые функционируют активно, так что у нас есть все основания предполагать, что существуют другие факторы, действующие в трансформации как активных, так и пассивных частей. Наконец, мы обсудили последний и сильнейший аргумент, который был выдвинут в пользу принципа Ламарка, аргумент коадаптации, то есть одновременной адаптации

многих частей, взаимодействующих в общем действии, и мы смогли полностью опровергнуть его, показав, что точно такие же явления коадаптации происходят в системах пассивно функционирующих частей, и, более того, что они происходят также среди рабочих муравьев и пчел, то есть у животных, которые не размножаются и которые, следовательно, не могут передавать приобретенные результаты физических упражнений в течение своей жизни.

Поэтому мы отвергаем — и вынуждены отвергать — принцип Ламаркизма не только на том основании, что его правильность не может быть доказана, но также и потому, что явления, для объяснения которых он используется, происходят также при обстоятельствах, которые абсолютно исключают любую возможность взаимодействия этого принципа.

Дополнительное примечание о возможности передачи приобретенных функциональных модификаций.

Я не могу завершить этот раздел, не сославшись на высказывания некоторых натуралистов, которые совсем недавно попытались представить наследование функциональных модификаций как мыслимое и даже необходимое допущение.

Я могу назвать сначала Людвиг Зендера, физика, который забрел в область биологии. Что касается тех самых фактов, которые я привел в качестве доказательства *против* существования такого наследования, он попытался показать, как мы могли бы представить, что они возникли именно таким образом[19].

[19] Zehnder, *Die Entstehung des Lebens*, Freiburg-i.-Br., 1899.

Он касается муравьев, то есть, с дифференциальной стерилизацией рабочих на несколько каст, в следующей интересной форме.

Задача рабочих состоит в том, чтобы добыть всю пищу, необходимую для всех особей колонии, в количестве и качестве, соответствующем спросу; в противном случае вся колония погибнет. Теперь разные обитатели колонии нуждаются в разной пище, в соответствии с их конституцией и их функциями. Солдаты, например, более сильны, чем обычные рабочие, поскольку они приспособлены к бою, и поэтому им требуется пища иного рода, чем более слабым рабочим, которые приспособлены только к другим обязанностям. Поскольку солдаты произошли от последних путем отбора, то то, что мы можем для краткости назвать солдатской пищей из обычных запасов муравьев, будет потребляться более щедро, чем раньше, и, следовательно, будет исчезать быстрее, и всякий раз, когда это произойдет, те рабочие, которые уже принесли этот вид пищи, будут вынуждены приносить все больше и больше, чтобы удовлетворить спрос на нее. Но для того, чтобы сделать это, им потребовалось бы больше напрягаться и, следовательно, требовалось бы большее количество пищи — конечно, не солдатской, а той особой, которой требовали их особые качества. Вероятно, этот второй ввоз продовольствия был осуществлен работниками второго типа, поскольку, согласно Зендеру, каждый рабочий не несет с собой все виды продовольствия; они разделены на легионы, у каждого из которых есть своя особая задача по сбору продовольствия.

В конце концов, хранилище муравьиной колонии должно содержать запасы, в которых различные виды пищи находятся в точном соответствии с потребностями различных видов людей в колонии. Его состав должен снова измениться, как только с течением времени тот или иной тип людей приобретет новые черты, поскольку они предполагают новый тип питания.

Но как передать эти приобретенные признаки, если ни солдаты, ни рабочие не размножаются? Зендер отвечает на это, указывая, что половые животные поедают все виды пищи, которые накапливаются в запасах, то есть все различные виды пищи точно в той пропорции, в которой они были импортированы, — в той пропорции, в которой различные типы людей представлены в колонии. Таким образом, виды питания, которые вызвали появление новоприобретенных признаков у бесполовых животных, также достигли половых животных и их половых клеток и там дали начало веществам, которые вызывают соответствующие качества у их потомков, например, у солдат или у еще более модифицированных рабочих, и так далее; и, таким образом, мы имеем "наследование приобретенных признаков".

Это, безусловно, остроумно продумано, и в оригинале читается даже лучше и гладче, чем в моем кратком резюме, но вряд ли это будет расценено как опровержение моей позиции; для этого все гипотезы слишком смелы. У нас нет никаких сведений о том, что определенные модификации формы могут быть вызваны определенными видами пищи и обусловлены ими, и, действительно, было доказано обратное, а именно, что две или три различные касты полиморфных видов имеют совершенно одинаковый рацион. Мне достаточно вспомнить шесть форм самок у *Papilio terope*, из которых по крайней мере три были получены из одного и того же набора яиц и при питании одним и тем же растением.

Верно, что есть муравьи, которые запасают пищу, но они состоят, по большей части, из одного вида семян или меда, а не из разных веществ, и мы не знаем, употребляют ли разные люди разную пищу или даже что существует какое-либо разнообразие в способе кормления беспомощных личинок. Питание у некоторых видов происходит изо рта в рот, и поэтому не может быть точно исследовано, и мы можем только предположить по аналогии с пчелами, что личинки самцов и самок часто получают не только более обильную, но и качественно иную пищу. Они питаются растениями, если только пища не состоит из сердцевины дерева, в которой гнездятся личинки, как, по словам Даля, это имеет место у некоторых тропических муравьев архипелага Бисмарка.

Но даже если мы предположим, что солдаты питаются иначе, чем обычные рабочие, и, опять же, иначе, чем половые животные, разве благодаря качеству своей пищи они стали теми, кто они есть? Были ли выведены наши породы голубей или кур на другом рационе, или мы знаем что-нибудь во всем животном мире о таком параллелизме между пищей и строением тела, как предполагает здесь Цендер? И если бы в действительности, скажем, породы голубей возникли в результате особого рациона питания, и мы должны были бы кормить одну пару специфическими продуктами трех разных пород, проявили бы потомки этой пары форму этих трех пород? Или они выставляли бы их точно в той пропорции, в которой были смешаны продукты питания? Мне кажется, что предположения Зендера настолько расходятся с тем, что мы привыкли считать твердой почвой в биологии, что они едва ли требуют рассмотрения, и все же он не только использует их для объяснения случая с муравьями, но и основывает на них всю свою теорию наследования приобретенных признаков.

Он считает, что результаты использования (то есть усиление функции) обычно передаются, потому что увеличение органа, который функционирует, сильнее изменяет состав крови, в большей степени выводя из нее специфические вещества, которые данный орган — например, мышца — требует для своей деятельности. Таким образом, поражаются и модифицируются все

части животного, но особенно те мельчайшие жизненные единицы, или "свищи" (соответствующие биофорам), которые руководят пищеварением и которых существует несколько видов. Среди них наиболее напряженно работают те, которые должны производить специфические вещества, которые служат для питания мышц с повышенной функцией, потому что они необходимы в больших количествах. Следовательно, этот вид пищеварительных "свищей" размножается, в то время как другие виды, продукты которых не требуются и, следовательно, не расходуются, перестают быть столь активными, уменьшаются в количестве и со временем исчезают. Таким образом, изменяется состав крови, а вместе с ним в большей или меньшей степени изменяются все признаки всего организма. Конечно, репродуктивные клетки также находятся под влиянием этого изменения в составе крови, потому что различные питательные вещества накапливаются в них в измененной пропорции, соответствующей измененному составу крови, питательные вещества для мышц с повышенной функцией содержатся в ней в большем количестве, и, таким образом, более интенсивное развитие мышц повторится в потомстве, то есть, *приобретенный признак передается*.

Очевидно, что это в точности та же аргументация, что и та, которая использовалась в отношении происхождения рабочих и солдатских муравьев. Различные виды "пищеварительных свищей" соответствуют различным работникам, несущим пищу, а кровь - предполагаемому хранилищу, из которого солдаты и рабочие выбирают пищу, подходящую для их соответствующих потребностей, в то время как половые клетки в одном случае и половые животные в другом потребляют все виды пищи точно в той пропорции, в которой они хранятся, и, таким образом, орган, который функционирует наиболее энергично, должен быть сильнее у потомства.

Не указано, каким образом ничтожное количество питательных веществ, содержащихся в яйцеклетке, и еще меньше - в сперме, должно влиять на укрепление определенных мышц у потомства; более того, такие минимальные количества пищи вскоре должны быть исчерпаны и, возможно, не смогут увеличиться. Может показаться, что мышцы даже не могли бы с самого начала стать сильнее, не говоря уже о том, что они должны были бы оставаться такими, если бы потомки не упражняли их столь же энергично. Если бы конкретные питательные вещества были "свищами", то есть живыми единицами, способными к размножению, это можно было бы понять. Но, конечно, не может быть никакой возможности для образования живых единиц путем пищеварения; это может привести только к образованию переваренных веществ. Или, если изменение в составе крови вызывает в детерминантной системе зародышевой плазмы именно те изменения, которые необходимы для усиления мышечной системы, остается показать, как это может произойти, поскольку суть проблемы заключается именно в этом. Ибо мышцы не находятся в зародышевой плазме в качестве миниатюрных моделей последующей мышечной системы, и даже если бы они были, разве все мышцы, а не только те, которые больше не тренировались, не уменьшались бы наследственно, когда дегенерирует определенная группа, например, мышцы уха у человека? Зендер отвечает на это гипотезой о том, что не все мышцы химически одинаковы, но что каждая из них обладает определенной химической формулой, хотя все они могут быть очень похожи, и что, следовательно, питательные вещества, необходимые каждой из них, должны немного отличаться. В этом случае в яйцеклетке и сперме человека, для того чтобы могли передаваться функциональные модификации, должно быть столько особых питательных веществ, сколько есть мышц, и, в дополнение к ним, бесчисленное множество других видов специфических питательных веществ для всех других частей тела, поскольку все они могут быть укреплены физическими упражнениями и ослаблены при

неиспользовании. И даже если мы предположим, что все эти миллионы специфических питательных веществ содержатся внутри зародышевых клеток, как того требует теория Зендера, они не могли бы выполнять то, что им приписывает Зендер, поскольку, как мы уже говорили, они не могут размножаться подобно живым единицам и таким образом управлять растущим организмом. Различные специфические питательные вещества, содержащиеся в крови, так же бессильны выполнить задачу, приписываемую им Цендером, как определенные виды пищи в гипотетическом хранилище муравьев дают начало различным личностям муравьиной колонии.

Зендер также пытается опровергнуть аргументы против принципа Ламарка, который я основывал на скелете членистоногих.

Ему не кажется вероятным, что хитиновый панцирь может быть абсолютно мертвой структурой, и он предполагает, что очень тонкие нервные волокна проникают во все его мельчайшие части и поэтому стимулируются "каждым давлением и каждым напряжением", оказываемым на хитиновый скелет. Они "работают", когда их стимулируют, и при этом расходуют "свои специфические пищевые ресурсы". В местах, которые часто стимулируются, соответствующие нервы развиваются сильнее, чем где-либо еще. Таким образом, количество необходимых специфических продуктов питания для этих конкретных нервов пропорционально увеличивается в организме, а также в репродуктивных клетках. Соответственно, в зародышевых клетках происходит увеличение вышеупомянутых нервных веществ, которые у потомства становятся связанными с соответствующей частью хитинового покрова и индуцируют в процессе развития секрецию хитина в этой части. Таким образом, в этом конкретном месте хитин будет особенно толстым.

Это ясно подразумевает, что каждая конкретная часть кожи имеет свои специфические питательные вещества, необходимые проходящим через нее нервам! Таким образом, веществ, питающих нервы, должно быть столько же, сколько и кожных нервов, специфических химических комбинаций для каждой части тела, которые способны к наследственным изменениям. Это настолько невероятно, что мне больше нечего об этом говорить. Если принцип Ламарка требует такого рода гипотез для своего подкрепления, то он, несомненно, обречен.

Если мы полностью отбросим положительный аспект гипотезы Зендера и предположим, что кожные нервы действительно стимулируются через хитин каждым напряжением и надавливанием, которым подвергается участок кожи, и что они вызывают соответственно большую секрецию хитина, которая тогда, согласно принципу Ламарка, была бы наследственной, согласуется ли это с тем, что на самом деле происходит при развитии скелета, каким мы его знаем у насекомых и ракообразных? Вовсе нет! Можем ли мы предположить, что панцирь краба или чрезвычайно твердые покровы крыльев водяного жука подвергаются постоянному удару, надавливанию и продавливанию? На самом деле все как раз наоборот. Каждый нападающий старается не схватить животное там, где оно так хорошо защищено, и ищет наиболее уязвимые места для своих атак. На это можно ответить, что, хотя сейчас это, безусловно, имеет место, животные были плохо защищены, когда эволюционировали предковые формы. Но то, что они не могли стать твердыми из-за частых укусов или других ран, должно быть очевидно из того факта, что все надкрыльевые покровы и весь панцирь равномерно покрыты толстым хитином, в то время как каждая рана стимулировала бы только определенные участки; и мы также должны были бы признать, что, поскольку эти участки кожи, которые сейчас так хорошо защищены, больше не захватываются и не стимулируются, они

давно бы снова истончились, согласно принципу дегенерации частей, которые больше не используются или, в данном случае, больше не стимулируются. Но нет необходимости тратить время на подобные придирки, поскольку есть факт, который абсолютно противоречит гипотезе Зендера. Я имею в виду дегенерацию хитинового скелета у тех ракообразных и насекомых, которые защищают брюшко в укрытии, таких как раки-отшельники, ручейники (Phryganidae) (рис. 107) и несущие мешки гусеницы Psychidae среди чешуекрылых. Раки-отшельники, как хорошо известно, втискивают свое брюшко в обычно спирально свернутый панцирь брюхоногого моллюска, и они всегда выбирают жилища, достаточно широкие, чтобы при необходимости скрыть все тело вплоть до твердых клешней. В этом случае, несомненно, происходит постоянное давление на брюшко, которое, будучи мягким, должно очень сильно сжиматься каждый раз, когда животное прячется в свой панцирь. Один из моих оппонентов описал исчезновение жесткого покровного скелета с брюшной полости этих животных как унаследованный результат такого давления, а другой рассматривает это как унаследованный результат дегенерации мышц в этой части тела. Но, согласно Зендеру, это непрерывное давление и частое трение брюшком вверх и вниз по внутренней поверхности панциря гастропода, несомненно, оказали бы стимулирующее действие на кожные нервы и, следовательно, привели бы к утолщению хитиновой кутикулы. Что касается личинок Phryganidae и Psychidae, то ситуация была бы такой же, хотя, возможно, вряд ли в одинаковой степени, поскольку, хотя эти личинки строят свои собственные дома и, следовательно, сделают их по крайней мере достаточно большими для начала, давление и трение должны увеличиваться по мере роста животного.

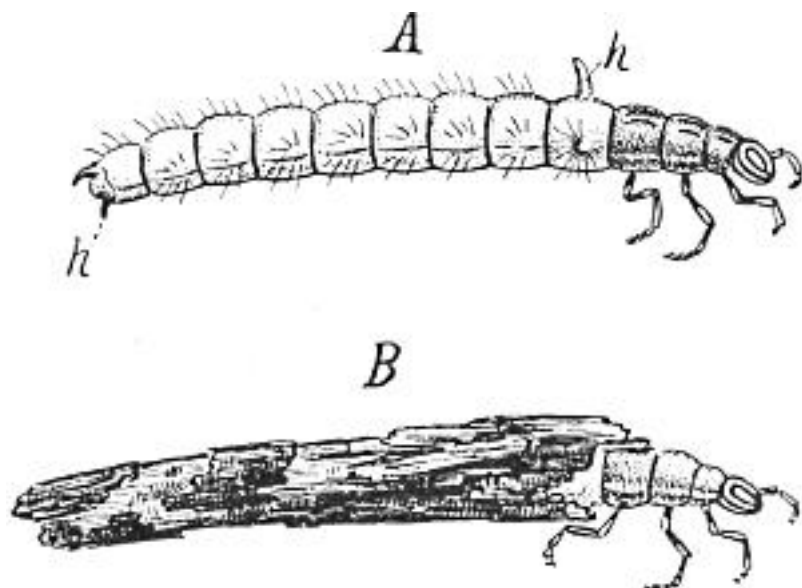


Рис. 107. Личинка ручейника после розеля. А, извлеченный из футляра, показывает крючки (*h*), которыми он прикрепляется к нему, и беловатое брюшко, покрытое только тонкой кутикулой. В, та же личинка, передвигающаяся вместе со своим футляром.

Если регулирование прочности покровного скелета отнести к отбору, мы сразу увидим, почему панцирь и надкрыльевые покровы должны быть одинаковой толщины на всем их протяжении и почему они не исчезают, хотя и не функционируют активно и подвергаются меньшей стимуляции, чем любые другие части скелета; и мы также поймем, почему брюшко раков-отшельников и личинок Phryganidae и Psychidae стало мягким, независимо от того,

подвергалось ли оно в большей или меньшей степени давлению или трению. Ему больше не требуется быть твердым, потому что он защищен домом, а в случае с пагуридами он не должен быть твердым, потому что тогда его нельзя было бы легко втиснуть в узкие углубления раковины гастеропода с твердыми стенками; следовательно, в этом случае произошел положительный отбор. Я еще не упоминал о том факте, что хитиновый покров определенно не живой, хотя и не совсем мертвый; это секрет эпидермальных клеток, а не ткань, и мы не можем предположить, что в нем есть какие-либо нервные окончания. Почти излишне говорить, что того факта, что кожа гипсовая, само по себе достаточно, чтобы сделать такое предположение несостоятельным, поскольку вся предполагаемая тонкая нервная сеть сбрасывалась бы при каждой линьке и отрывалась от нервов, которые к ней ведут. Насколько мне известно, ничего подобного не встречается нигде во всем животном мире.

Даже если мы предположим, в пользу гипотезы Зендера, что, хотя в самом хитине нервов нет, раздражения, воздействующие на хитиновый покров, могут передаваться через него к нежным нервным окончаниям, лежащим под ним, это должно происходить в большей степени в тонких местах скелета, чем в *толстых частях*! Но эта интерпретация опять ошибочна, поскольку мы видим, что органы осязания членистоногих всегда прорываются сквозь хитиновую кутикулу и выступают за ее пределы в виде щетинок.

Из многих других противников моих взглядов в отношении возможности передачи приобретенных функциональных модификаций мне достаточно подробно остановиться только на Оскаре Хертвиге.

Он ищет прямые доказательства наследования приобретенных признаков и полагает, что нашел их в наследственной передаче приобретенного иммунитета к определенным заболеваниям. Он напоминает нам о хорошо известных экспериментах Эрлиха на мышах с рицином и абрином.

Даже небольшие дозы этих двух ядов убивают мышей, но они переносятся в очень малых дозах, и если их введение продолжать в течение некоторого времени в таких малых дозах, животные постепенно приобретают высокую степень нечувствительности к этим ядам; они становятся невосприимчивыми к рицину и абрину.

Этот иммунитет передается от матери к детенышу, но длится он недолго, примерно через шесть-восемь недель после рождения. Однако Хертвиг рассматривает это как иллюстрацию передачи приобретенного признака, как приобретенную модификацию клеток организма, поскольку он объясняет иммунитет, исходя из предположения, что все клетки организма подвергаются определенным изменениям из-за воздействия яда и, таким образом, в определенной степени модифицируются по своей природе, и что яйцеклетка также подвергается этим изменениям и передает их молодому животному. Иммунизация, безусловно, может подпадать под категорию функциональных модификаций, и можно подумать, что мы имеем здесь случай передачи такого приобретенного характера.

Против этого, однако, мы должны противопоставить тот факт, что *приобретенный иммунитет не передается от отца к потомкам*. Хертвиг пытается объяснить это, говоря, что короткая продолжительность экспериментов позволила яду воздействовать только на клеточное вещество (цитоплазму), а не на ядро, то есть на наследственное вещество сперматозоидов, предположение, которое маловероятно, учитывая тесные питательные связи между клеточным

ядром и цитоплазмой. Исходя из разницы в передающей способности сперматозоида и яйцеклетки, я был бы скорее склонен заключить, что это "наследование иммунитета" зависит не от модификации клеток до "иммунитета к рицину", как предполагает Хертвиг, а, как полагают Эрлих и бактериологи, от выработки так называемых "антитоксинов", и что эти антитоксины передаются эмбриону не самой яйцеклеткой, а путем обмена кровью между матерью и потомством, который длится на протяжении всего эмбрионального периода. Тогда становится самоочевидным, почему не происходит передачи иммунитета через отца.

Но это завело бы меня слишком далеко, если бы я попытался опровергнуть все попытки интерпретировать отдельные случаи как результат наследования приобретенных признаков. Однако я хотел бы кое-что сказать относительно теоретической возможности такого предположения.

Когда мы пытаемся понять, как могут быть вызваны переживания и их последствия, как новые приобретения "личной части могут оказывать репрезентативное воздействие на зародышевую часть", мы сталкиваемся с почти, если не полностью, непреодолимыми трудностями. Как могло случиться, что постоянное упражнение памяти на протяжении всей жизни, как, например, в случае актера, могло повлиять на зародышевые клетки таким образом, что у потомства те же самые клетки мозга, которые отвечают за память, также будут более развиты, то есть способны к большей функциональной активности? Мы знаем, каким был бы ответ Цендера на такой вопрос; он сделал бы кровь посредником между клетками мозга и зародышевыми клетками, но мы видели, что невозможно предположить наличие специфических продуктов питания для каждой конкретной группы клеток, и что, даже если бы это было возможно, они не соответствовали бы потребностям данного случая. И все же каждый, кто не рассматривает зародышевую плазму как состоящую из детерминант, вынужден сделать некоторое подобное предположение. Но если мы придерживаемся теории детерминант, то для передачи приобретенной силы памяти было бы необходимо, чтобы состояния этих клеток мозга передавались телеграфным путем от нервных клеток к зародышевым клеткам, и при этом изменялись бы только детерминанты клеток мозга, и делалось бы это таким образом, чтобы при последующем развитии эмбриона из зародышевой клетки соответствующие клетки мозга оказались способными к повышенной функциональной активности. Но поскольку детерминантами являются не миниатюрные клетки мозга, а всего лишь группы биофоров неизвестного строения, и они, несомненно, отличаются от этих клеток; поскольку они не являются "семенными зернами" клеток мозга, а всего лишь живыми зародышевыми единицами, которые в сотрудничестве с остальными оказывают решающее влияние на клетки памяти мозга, я могу сравнить предположение о передаче результатов упражнений на запоминание только с телеграфированием стихотворения, которое передается на немецком языке, но по прибытии появляется на бумаге, переведенной на китайский.

Тем не менее, как я уже говорил ранее, я не могу не согласиться с теми, кто утверждает, вместе с Оскаром Хертвигом, что невозможность сформировать представление о физиологической связи, вовлеченной в предполагаемую передачу, *ipso facto* не вынуждает нас делать вывод, что передачи не происходит. Я не могу, однако, согласиться с Хертвигом в том, что дело обстоит точно так же, как и в "обратном процессе", то есть "в развитии данных невидимых первичных составляющих при наследовании клеткой видимых признаков личной части". Конечно, никто не может с какой-либо определенностью сказать, как зародыш начинает работать, так что из него возникает глаз или мозг с его миллионкратной запутанностью нервных путей, но хотя процесс и не может быть понят в деталях, он может быть понят в принципе, и это как раз то, что

невозможно в отношении передачи информации между клетками. функциональные модификации зародыша. Более того, в дополнение к этому существует очень важное различие, заключающееся в том, что в одном случае мы с уверенностью знаем, что процесс действительно имеет место, хотя и не можем детально понять его механическую последовательность, в то время как в другом мы даже не можем доказать, что предполагаемый процесс вообще является реальным. Исходя из того факта, что мы не в состоянии сформировать четкие представления о гипотетическом процессе, мне кажется, у нас нет оснований предполагать, что он реален, даже несмотря на то, что нам известно о многих других процессах в природе, которые мы не в состоянии понять.

Хертвиг также не придерживается этой позиции, поскольку он изо всех сил старается показать механическую возможность процесса наследования, который он предполагает, и он основывает это на предположениях, сделанных Герингом в его знаменитой работе *"Основы общей функции организации материи"* [О памяти как общей функции организованной материи], 1870. Поскольку это эссе, вероятно, содержит лучшее, что можно сказать в пользу передачи функциональных модификаций, и поскольку оно также включает в себя некоторые неоспоримые истины, мы можем рассмотреть его более подробно.

Геринг, несомненно, прав, рассматривая "феномены сознания как функции материальных изменений органической субстанции, и наоборот". То есть он считает, что каждое ощущение, каждое восприятие, каждый волевой акт возникают в результате материальных изменений в соответствующих нервных субстанциях. Но мы знаем, что "целые группы впечатлений, которые наш мозг получил через органы чувств, накапливаются в нем, как бы покоясь, и находятся за пределами сознания, чтобы быть воспроизведенными, когда представится случай, в правильном порядке пространства и времени и с такой яркостью, что мы можем быть обмануты, приняв за существующую реальность то, что давно перестало существовать". Следовательно, в нервном веществе должно оставаться "материальное воздействие", модификация молекулярной или атомной структуры, которая позволяет ему "издавать сегодня ноту, которую он издавал вчера, если только это возможно". справедливый удар.

Геринг приписывает подобную способность к памяти и воспроизведению зародышевой субстанции; он считает, что его предположение о том, что приобретенные признаки могут передаваться по наследству, оправдано, хотя он признает, что ему "кажется в высшей степени загадочным", как признаки, развившиеся в самых разнообразных органах материнского существа, могут оказывать какое-либо влияние на зародыш. Чтобы он мог предположить это, он указывает на взаимосвязь всех органов посредством нервной системы; именно это делает возможным, что "судьба одного отражается на другом, и что, когда в какой-либо точке происходит возбуждение, некоторое эхо этого, каким бы глухим оно ни было, проникает в самые отдаленные части". К тонкокрылой коммуникации посредством нервной системы, которая объединяет все части между собой, следует добавить общую коммуникацию посредством циркуляции жидкостей тела. Согласно взгляду Геринга, зародыш в некоторой степени сам по себе переживает все, что случается с остальными органами и частями организма, и эти переживания в большей или меньшей степени отпечатываются на его субстанции, точно так же, как чувственные впечатления или восприятия отпечатываются на нервной субстанции мозга, и эти переживания воспроизводятся в ходе развития зародыша, точно так же, как мозг возвращает образы памяти в сознание. Он говорит: "Если что-то в материнском организме настолько изменило свою природу в результате долгой привычки или тысячу раз

повторяющихся упражнений, что покоящаяся в нем зародышевая клетка также пронизана им, каким бы ослабленным образом она ни была, когда последняя начинает новое существование, расширяется и увеличивается до нового существа, отдельные части которого все еще являются им самим и плотью от его плоти, оно воспроизводит то, что пережило, как часть великого целого. Это так же чудесно, как когда старик внезапно вспоминает свое самое раннее детство, но это не более чудесно, чем это".

Но я думаю, что это еще чудеснее. Очевидно, что в мозге существуют тысячи и тысячи нервных элементов, активность которых является определенной и ограниченной, потому что каждое конкретное зрительное впечатление, например, возбуждает к деятельности только определенные нервные элементы и может оставить в памяти образы только в них. Согласно моему представлению об этом, зародышевая плазма столь же сложна по своему составу и состоит не из однородных элементов, а из бесчисленного множества различных видов, которые относятся не к частям всего организма без разбора, а только к отдельным частям. Но допустимо ли предположить, что существуют невидимые нервные связи не только с каждой зародышевой клеткой, но и внутри зародышевой плазмы, с каждым детерминантом, подобно нервным путям, которые ведут от глаза к нервным клеткам в оптической области мозга? Ибо, если бы это было иначе, как мы могли бы представить себе модификацию органа — как, например, ушных мышц у человека — сообщающуюся с точными детерминантами этих мышц в зародышевой плазме? Меня часто упрекали в том, что моя концепция состава зародышевой плазмы слишком сложна, но сложность предположения Геринга, как мне кажется, намного превосходит мою.

Идеи Геринга, которые не только остроумны, но и очень стимулируют, могли бы быть приняты как первый признак понимания предполагаемого наследования функциональных модификаций, если бы можно было доказать, что такое наследование является фактом; но, как мы видели, это не так. Возможно, это предположение было бы допустимо, если бы можно было показать, что определенные группы явлений не оставляют никакой другой возможности для объяснения, кроме этого предположения, но и это, насколько я могу видеть, не так. Конечно, другие придерживаются иного мнения, но главным образом потому, что они без долгих размышлений отвергли единственное объяснение, которое представляется для многочисленных явлений — я имею в виду процессы, которые мы собираемся изучать под названием "зародышевый отбор". Но, в любом случае, идеи Геринга кажутся мне очень ценными, потому что они делают очевидным, что, как бы много мы ни знали об организме, мы знаем его только в общих чертах, и что в нем происходят бесчисленные тонкие процессы, которые не оставляют следов для нашего микроскопа, и что мы можем распознать только конечные результаты многочисленных невидимых и часто, в своей тонкости, также невообразимых факторов. Это следует принять близко к сердцу, особенно всем тем, кто говорит о простоте применительно к зародышевой плазме. По крайней мере, в этом можно быть уверенным: если бы существовало какое-либо наследование функциональных модификаций, у нас было бы еще одно доказательство того, что зародышевая плазма состоит из детерминант, поскольку без них не было бы возможности, чтобы "переживания" отдельного органа передавались зародышу способом, который подразумевает принцип Ламаркизма. Что-то, и это что-то материальное, должно быть изменено в зародышевой плазме, если энергичное использование группы мышц, или железы, или нервной клетки должно быть передано зародышу, но не всей зародышевой плазме, а только той ее части, которая необходима для того, чтобы вызвать изменения в соответствующей группе клеток у ребенка. Возможно, можно сказать, что это все еще не требует предположения о специальных детерминантах для этих групп клеток, и что можно было бы, вместе с Гербертом

Спенсером, представить зародышевую плазму как состоящую из однородных единиц, которые изменяются в процессе развития в соответствии с разнообразными, регулярно чередующимися воздействиями, которым она подвергается от этапа к этапу, и что, следовательно, в каждой из этих единиц очень сложной структуры только одна молекула или, возможно, только один атом должны были бы изменяться для того, чтобы в ходе развития результирующая группа клеток проявилась в зачатке в несколько измененной силе. .

Но я не верю, что химической молекулы, а тем более атома, достаточно для этого по причинам, которые я уже изложил, — однако нам не нужно углубляться в это сейчас, а лучше сделать выводы из этого допущения. Отсюда следует, что "единица" состоит из множества "молекул" или "атомов", каждая из которых в силу претерпленных изменений вызывает определенные изменения в отдельных частях тела определенным образом; другими словами, здесь мы снова имеем теорию детерминант, только они в гораздо меньшем масштабе, поскольку каждая невидимая маленькая жизненно важная частица или "единица" содержит все детерминанты внутри себя, в то время как в моей теории это только id, то есть видимая хромосома, которая включает комплекс детерминант. Такая теория была бы далека от моего упрощения, скорее, она бы чрезвычайно усложнила ее, и это ничего не дало бы. Самое большее, стало бы более очевидным, насколько невообразимо сложными должны быть нервные пути, которые ведут от части, измененной физическими упражнениями, к зародышевой плазме, а также должны вести ко всем бесчисленным "молекулам или атомам" индивидуальных "единиц". Но даже в соответствии с моей теорией о составе id как совокупности живых детерминант такая нервная передача качеств была бы чудовищем, с которым никто бы не согласился, и я думаю по этой причине, что мой аргумент о невозможности представить передачу модификаций личностной части зародышевой части сохраняет свою силу, несмотря на интересную аналогию Геринга.

Повторяю, если бы передача функциональных модификаций была неоспоримым фактом, нам пришлось бы уступить, и тогда мы могли бы рассматривать "память организованного материала" как дающий намек на возможность невообразимого процесса. Но до тех пор, пока факт этой передачи не может быть доказан ни прямо, ни косвенно, такая расплывчатая возможность объяснения не должна побуждать нас предполагать недоказанный процесс.

ЛЕКЦИЯ XXV

ОТБОР ЗАРОДЫШЕЙ

От чего зависит исчезновение после неиспользования, если не от принципа Ламаркизма?Панмиксия—Романес—Колебания детерминантной системы зародышевой плазмы из—за неравномерного питания-Сохранение зародышевых вариаций в определенном направлении-Исчезновение нефункционирующих частей—Преобладание отрицательных зародышевых вариаций—Закон регресса бесполезных частей-Вариация в восходящем направлении—Искусственный отбор—Влияние множественности ids и полового размножения—Личный отбор зависит от удаления определенных id—вариантов—Диапазон влияния зародышевого отбора—Саморегуляция зародышевой плазмы, стремящейся к

стабильности-Возрастающая вариация —тенденции могут сохраняться до крайности—
Происхождение вторичных половых признаков-Значение чисто морфологических признаков-
Отметины бабочек.

Теперь, когда мы признали, что предположение о передаче функциональных модификаций необоснованно, давайте обсудим некоторые из многих явлений, для объяснения которых многие люди считают принцип Ламарка незаменимым, и зададимся вопросом, можем ли мы дать им какое-либо другое объяснение. Как получилось, что последствия использования и неиспользования, *по-видимому*, передаются по наследству? Можем ли мы найти достаточное объяснение в принципе отбора и в естественном отборе Дарвина и Уоллеса?

Ответ на эти два вопроса будет найден быстрее всего, если мы начнем с поиска объяснения исчезновения части тела, когда она перестает использоваться.

То, что это не может лежать в основе принципа Ламарка, мы уже узнали из того факта, что пассивно функционирующие части, такие как лишние жилки крыльев, также исчезают, и что потеря крыльев и дегенерация яичников произошли у рабочих муравьев, которые ничего не могут передавать, потому что они не размножаются.

Мы могли бы быть склонны рассматривать это постепенное исчезновение и окончательное уничтожение вышедшего из употребления органа как прямую выгоду на том основании, что достигнутая таким образом экономия материала и пространства может принести решающую пользу отдельному животному и, следовательно, также для поддержания вида, и что эти животные имели бы преимущество в борьбе за существование, в которой лишний орган был бы сведен к наименьшему проявлению. Но это было бы далеко не достаточным объяснением феномена; индивидуальные различия в размерах органа, находящегося в процессе дегенерации, даже в крайних случаях слишком малы, чтобы иметь какое-либо значение для отбора, и я не могу припомнить ни одного случая, в котором с какой-либо степенью вероятности можно было бы предположить обратное. Какое преимущество может извлечь тритон или ракообразное, живущее в темноте, из того факта, что его глаз меньше и более дегенерирован на одну степень вариации, чем у его собратьев по борьбе за существование? Или, используя поразительную иллюстрацию Герберта Спенсера, как могло нарушиться равновесие между жизнью и смертью в случае такого колосса, как гренландский кит, из-за разницы в несколько дюймов в длине задней ноги по сравнению с его собратьями, у которых сокращение задней конечности, возможно, не зашло так далеко? Такая незначительная экономия материала - ничто по сравнению с тысячами центнеров, которые весит животное. Пока конечности выступают за поверхность туловища, они могут быть препятствием для быстрого плавания, хотя это вряд ли могло иметь большое значение, но как только филетическая эволюция продвинулась так далеко, что они сократились до степени погружения под поверхность, они больше не будут препятствием для плавания, и их дальнейшее снижение до современного состояния глубокой дегенерации и абсолютного сокрытия в плоти животного не может быть отнесено даже к отрицательному отбору.

Много лет назад я попытался объяснить дегенерацию вышедших из употребления частей тела в терминах процесса, который я назвал Панмиксией. Естественный отбор не только вызывает адаптацию, он также поддерживает орган на той ступени совершенства, которой он достиг, путем постоянного исключения тех особей, у которых данный орган менее совершенен. Чем дольше продолжается этот консервативный процесс отбора, тем большим должно быть

постоянство произведенного им органа, и отклонения от совершенного органа с течением времени будут происходить все реже.

Теперь, если это консервативное действие естественного отбора обеспечивает поддержание частей и органов вида на максимуме их совершенства, из этого следует, что они *опустятся ниже этого максимума, как только отбор перестанет действовать*. И это действительно прекращается, как только орган перестает быть полезным для своего вида, подобно глазу для вида ракообразных, которые опускаются в темные глубины наших озер, или в абиссальные зоны океана, или в систему подземных пещер. В этом случае любой отбор особей прекращается, насколько это касается глаза; он не имеет значения при принятии решения о выживании в борьбе за существование, потому что ни одна особь не находится в невыгодном положении из-за своих неполноценных глаз, например, из-за того, что ей каким-либо образом препятствуют добывать пищу. Особи с плохими органами зрения будут, *при прочих равных*, производить такое же хорошее потомство, как и особи с лучшими глазами, и следствием этого должно быть общее ухудшение зрения, потому что плохие глаза могут передаваться так же хорошо, как и хорошие, и, таким образом, отбор хороших глаз становится невозможным.

Полученную таким образом смесь можно сравнить с прекрасным вином, в которое был добавлен литр уксуса; вся бочка испорчена, потому что уксус смешивается с каждой каплей вина. Поскольку отклонения от нормы всегда происходят в каждой части тела каждого вида, и среди них такие, которые снижают ценность органа, возможно, сначала редко, но через некоторое время в каждом поколении, падение органа с высшей точки возможного совершенства становится неизбежным, как только орган становится ненужным. Функциональная бесполезность органа должна возрастать по мере того, как дольше он не используется, что легко будет признать, если вспомнить, что только наиболее совершенная адаптация всех отдельных частей органа может поддерживать его функциональную способность, что все части органа подвержены изменениям и что каждое отклонение от оптимального влечет за собой дальнейшее ухудшение состояния всего организма в целом. Глаз, например, больше не может изменяться в сторону "улучшения", если он уже достиг наивысшей возможной точки совершенства; каждое дальнейшее изменение должно ухудшать его.

Романес высказал эту идею о том, что само по себе прекращение естественного отбора должно вызывать дегенерацию части организма, за десять лет до того, как это сделал я, но ни он, ни научный мир его времени не придали этому большого значения, и об этом снова забыли. Это было достаточно понятно, поскольку в то время справедливость принципа Ламарка не подвергалась сомнению, и поэтому необходимость в каком-либо другом принципе для объяснения исчезновения вышедших из употребления частей еще не начала ощущаться.

Я оказался совсем в другом положении. Поскольку мои сомнения относительно принципа Ламарка становились все больше и больше, я был вынужден искать какой-то другой фактор модификации, которого было бы достаточно, чтобы вызвать дегенерацию вышедшей из употребления части, и какое-то время я думал, что нашел это в панмиксии, то есть в смешении всего вместе, одинаково хорошо и менее хорошо оснащенного. Этот фактор, безусловно, действует, но чем больше я думал над этим, тем яснее мне становилось, что здесь должен действовать и какой-то другой фактор, поскольку, хотя панмиксия может объяснить ухудшение состояния органа, она не может объяснить его уменьшение в размерах, постепенное

изнашивание и в конечном итоге полное исчезновение. И все же именно по этому пути идут, пусть медленно, но вполне уверенно, все органы, которые стали бесполезными. Если панмиксия сама по себе приводила к ухудшению состояния органа, и это были, таким образом, лишь случайные вариации, которые были унаследованы через панмиксию и постепенно распространились по всему виду, как могло случиться, что все вариации были в направлении уменьшения размера? Тем не менее, очевидно, что это так. Почему не должно происходить изменений в сторону увеличения размера? И если бы это было так, то почему бесполезный орган нельзя было бы сохранить в его первоначальном размере, если допустить, что увеличению размера помешал бы естественный отбор? Но этого никогда не происходит, и уменьшение в размерах является настолько непреложным правилом, что идея "рудиментарного" органа предполагает "маленький орган" едва ли не в большей степени, чем "несовершенный".

Тогда должно действовать что-то еще, что заставляет отрицательные вариации в неиспользуемом органе постоянно преобладать над положительными вариациями, и это что— то не может находиться нигде, кроме как там, где находятся корни всех наследственных вариаций, - в зародышевой плазме. Этот ход мыслей приводит нас к открытию процесса, который мы должны назвать отбором между элементами зародышевой плазмы, или, как я коротко назвал его, *Зародышевым отбором*.

Если вещество зародышевой плазмы, как мы предполагали, состоит из разнородных живых частиц, играющих неодинаковую роль в построении организма, то среди них с необходимостью должно существовать определенное неустойчивое состояние равновесия, которое нельзя нарушить, не изменив каким-либо образом структуру самого организма, возникающую из зародышевой плазмы. Но если наша дальнейшая точка зрения верна, что эти индивидуальные и различные живые единицы зародышевой плазмы являются "детерминантами", то есть первичными составляющими определенных частей организма, в том смысле, что эти части не могли бы возникнуть, если бы их детерминанты отсутствовали в зародышевой плазме, и что они были бы другими, если бы детерминанты были по-другому составлены, мы можем сделать далеко идущие выводы.

Это правда, что мы не можем узнать *ничего непосредственно* об интимной структуре зародышевой плазмы, и даже о жизненных процессах, происходящих внутри нее, мы можем лишь очень мало догадываться, но мы можем сказать очень многое — что ее живые части получают питание и что они размножаются. Но из этого следует, что питание в растворенном состоянии должно проникать между его жизненно важными частицами, и что растут ли определяющие факторы и с какой скоростью они это делают, зависит главным образом от количества поступающего к ним питания. Пока зародышевые клетки размножаются путем деления, детерминанты не выполняют никакой другой функции, кроме роста; часть их вещества подвергается окислению и, таким образом, вырабатывает энергию, необходимую для ассимиляции, то есть для образования нового живого вещества.

Если бы каждый вид детерминантов всегда получал одинаковое количество пищи, все они росли бы в одинаковой степени, то есть в точной пропорции к их способности к усвоению. Но мы знаем, что в менее сложных условиях, которые мы можем наблюдать более непосредственно, нигде нет абсолютного равенства, что все жизненные процессы подвержены

колебаниям; любые незначительные препятствия в течении питательной жидкости или в ее составе могут привести к ухудшению питания одной части тела и улучшению другой. Следовательно, мы можем предположить, что аналогичные нарушения и различия наблюдаются и в мельчайших и ненаблюдаемых состояниях зародышевой плазмы, и результатом должно быть небольшое смещение положения равновесия в отношении размера и силы в детерминантной системе; поскольку менее упитанные детерминанты будут расти медленнее, не смогут достичь размера и силы своих соседей и будут размножаться медленнее.

Но сила роста зависит не только от влияния питания; одна клетка растет быстро, другая медленно в одной и той же питательной жидкости; в значительной степени это зависит от способности клетки к ассимиляции. Точно так же ассимилирующая способность детерминантов и их сродство к пище будут варьироваться в зависимости от их конституции, и более слабый детерминант будет оставаться меньше более сильного, даже при одинаковом потоке питания.

Мне кажется, что индивидуальная наследственная изменчивость в конечном счете зависит от неодинакового питания детерминант, обусловленных шансами на получение пищи. Если, например, детерминанта *A* получает в определенное время более бедное питание, чем детерминанта *B*, она будет расти медленнее, останется слабой, а затем, когда зародышевые клетки разовьются в животное, та часть, которую она дает начало, будет слабее, чем обычно у других особей.

Эти первичные неравенства в оснащении детерминантами, вызванные временным неравенством в потоке пищи, конечно, настолько незначительны, что мы не в состоянии наблюдать их последствия. Они должны сохраняться в течение значительного времени, прежде чем станут заметными, но они могут сохраняться и в течение длительного времени, и тогда их эффект должен нарастать, потому что каждое уменьшение силы детерминанта также означает уменьшение способности к ассимиляции, и рост замедляется по двойной причине, поскольку одновременно уменьшается пассивное и активное питание. При менее незначительных состояниях, наблюдаемых в гистологических элементах тела, мы знаем, что функция укрепляет орган, а неиспользование ослабляет его, и мы вправе применить это предположение также к этим более интимным состояниям и мельчайшим жизненно важным единицам. Таким образом, в процессе размножения зародышевых клеток менее энергично работающий детерминант, *A*, постепенно, но очень медленно ослабевает, то есть снижается способность к ассимиляции, предполагая, конечно, что внутризем-ный поток пищи снова не усиливается в том же месте — возможность, на которую я впоследствии буду ссылаться. Но в то время как один детерминант может постепенно ослабевать, его сосед, с другой стороны, может изменяться по возрастающей шкале, просто потому, что первый из-за своей уменьшенной способности к ассимиляции больше не способен полностью истощать поступающий к нему поток пищи.

Детерминанты, таким образом, находятся в постоянном движении, то восходящем, то нисходящем, и именно в этих колебаниях равновесия детерминантной системы я вижу корни всех наследственных вариаций, в то время как в том факте, что направления вариаций отдельных детерминант должны оставаться неизменными без ограничений до тех пор, пока они не встретят препятствий, заключается возможность приспособления организма к изменяющимся условиям, увеличения и трансформации одной части, вырождения и исчезновения другой, короче говоря, процессы естественного отбора. Причина, по которой

такие вариационные движения должны продолжаться до тех пор, пока они не встретят некоторого сопротивления, заключается в том, что каждое случайное движение вверх или вниз, обусловленное, то есть простым пассивным колебанием запасов пищи, в то же время усиливает или ослабляет детерминант и делает его более или менее способным привлекать к себе пищу; в первом случае к нему будет направляться все более мощный поток пищи, во втором — все больше и больше доступного запаса пищи будет отбираться у него соседними детерминантами со всех сторон; в первом случае детерминант будет продолжать набирать силу до тех пор, пока он может продолжать питаться. при привлечении большего количества пищи в последнем случае она будет продолжать становиться слабее, пока не исчезнет совсем. Для восходящей прогрессии, как очевидно, установлены пределы не только количеством пищи, которое может циркулировать по всему организму, но также соседними детерминантами, которые рано или поздно будут сопротивляться изъятию у них питания; но для нисходящей прогрессии нет пределов, кроме полного исчезновения, и это фактически достигается во всех случаях, когда детерминанты связаны с частью, которая стала бесполезной. Но оба эти движения, как восходящее, так и нисходящее, совершенно независимы от естественного отбора, то есть от личного отбора; это процессы уникального рода, которые протекают своим чередом исключительно в соответствии с внутривидовыми законами. "Восходит" или "нисходит" детерминанта, зависит исключительно от игры сил внутри зародышевой плазмы, а не от того, является ли направление рассматриваемой вариации полезным или пагубным, или от того, имеет ли рассматриваемый орган, детерминанта, ценность или нет. В этом факте заключается огромная важность этой игры сил внутри зародышевой плазмы, которая порождает вариации совершенно независимо от отношений организма с внешним миром. Во многих случаях, конечно, вмешивается личный отбор, но даже тогда он не может напрямую повлиять на повышение или понижение *индивидуальных* детерминант — это процессы, совершенно неподвластные его влиянию, — но он может, устраняя носителей неблагоприятно изменяющихся детерминант, установить предел дальнейшему продвижению в таких направлениях. Это мы рассмотрим более подробно позже. Личный отбор действует путем удаления неблагоприятно изменяющихся особей из генеалогического древа вида, но в то же время неблагоприятно изменяющиеся детерминанты также удаляются, и таким образом их вариации прекращаются навсегда.

Я назвал эти процессы, которые непрерывно происходят внутри зародышевой плазмы, Зародышевым отбором, потому что они аналогичны тем процессам отбора, которые мы уже знаем в связи с более крупными жизненными единицами, клетками, группами клеток и личностями. Если зародышевая плазма представляет собой систему детерминант, то среди ее частей должны господствовать те же законы борьбы за существование в отношении пищи и размножения, которые господствуют между всеми системами жизненных единиц - среди биофоров, образующих протоплазму клеточного тела, среди клеток ткани, среди тканей органа, среди самих органов, а также среди особей вида и между видами, которые конкурируют друг с другом.

Если это так, то у нас здесь наготове объяснение каждой наследуемой вариации части тела, как восходящей, так и нисходящей. Давайте немного рассмотрим последнюю категорию, то есть исчезновение нефункционирующих *или бесполезных органов*. Ясно, что с того момента в жизни вида, когда орган *N* становится бесполезным, естественный отбор убирает от него свою руку; особи с лучшими или худшими органами *N* теперь одинаково способны к жизни и борьбе,

наступает состояние панмиксии, и орган N по необходимости падает несколько ниже достигнутой им ранее степени совершенства.

То, что это должно быть так, будет признано, если вспомнить, что каждый орган вида поддерживается на своем высшем уровне только потому, что личный отбор непрерывно следит за ним и устраняет все менее благоприятные вариации, устраняя особей, которые их проявляют. Но это уже не относится к бесполезному органу. Когда более слабый вариант вышедшего из употребления органа возникает в результате внутриутробных колебаний питания, он передается потомкам точно так же, как и нормально развитый орган, и в ходе поколений будет унаследован все большим и большим числом особей и в конечном итоге должен быть унаследован всеми в той или иной степени. Со многих сторон выдвигалось возражение, что колебания в сторону увеличения были бы столь же вероятны, как и колебания в сторону уменьшения, но это ошибка. Даже если бы вначале минус-вариации были реже, чем плюс-вариации, в ходе поколений минус-вариации преобладали бы, потому что возрастающие вариации вышедших из употребления органов не безразличны для организма, а вредны для него. Возможно, увеличение размера самого органа не повредило бы, но в размере его детерминанты это определенно повредило бы, потому что восходящая детерминанта требует большего питания, чем раньше, и забирает его из своего окружения, а следовательно, и из детерминант, находящихся в непосредственной близости от нее; но это детерминанты функционирующих и незаменимых частей. Особи, в зародышевой плазме которых детерминанты вышедших из употребления органов повышаются и тем самым подавляют детерминанты органов, которые все еще активны, подвергаются личностному отбору и элиминируются. Таким образом, остаются только те, у которых нисходящие детерминанты; другими словами, вероятность изменений в сторону ослабления бесполезных детерминант намного перевешивает вероятность изменений в сторону увеличения силы; последние вскоре вообще перестанут встречаться, поскольку, как только детерминанта опустится немного ниже своего нормального уровня, она оказывается на наклонной плоскости, по которой очень медленно, но неуклонно скользит вниз. Это можно было бы оспорить, если бы можно было утверждать, что на каждом этапе спуска была возможна смена направления. Но это, вероятно, происходит редко и только в случае индивидуальных id , и поэтому не будет постоянным, потому что в целом более сильные соседние детерминанты будут сами лишаться избыточного питания, и, таким образом, длительное восхождение для ослабленной детерминанты будет невозможным. Это именно то, что я назвал Зародышевым отбором. Детерминанта, ассимилирующая способность которой ослаблена даже на самую малость, постоянно лишается своими соседями части поступающего к ней питания и, следовательно, должна ослабевать еще больше. Поскольку естественный отбор ему больше не поможет, поскольку орган больше не представляет никакой ценности для вида, лучшие из ослабленных детерминант N никогда не отбираются, и они должны постепенно уступать в борьбе с соседними детерминантами, которые необходимы виду, постепенно ослабевая и в конечном итоге исчезая.

Этот процесс, конечно, может быть доказан математически не более, чем любые другие биологические процессы. Никто, кто не желает принять зародышевый отбор, не может быть принужден к этому, как это могло бы быть с принятием положений Пифагора. Она не построена снизу на аксиомах, а представляет собой попытку объяснить факт, установленный наблюдением, — исчезновение вышедших из употребления частей. Но когда однажды было

продемонстрировано, что наследование функциональных модификаций является ошибочным, и когда было показано, что даже при допущении такого наследования исчезновение частей, которые являются лишь *пассивно* полезными, и вообще каких бы то ни было частей у стерильных форм животных, остается необъяснимым, тот, кто отвергает зародышевый отбор, должен отказаться от всяких попыток объяснения. Это то же самое, что и в случае с личным выбором. Никто не может математически доказать, что любая вариация обладает селекционной ценностью, но тот, кто отвергает личный отбор, теряет надежду объяснить адаптацию, поскольку ее нельзя отнести к чисто внутренним силам развития.

Полное исчезновение части, которая стала бесполезной, происходит чрезвычайно медленно; киты, которые существовали как таковые с начала третичного периода, даже сейчас не потеряли полностью свои задние конечности, но повсюду носят их с собой в виде рудиментов мышечной массы туловища, а птицы, которые еще старше, все еще демонстрируют в своих эмбриональных зачатках пять пальцев своих предков-рептилий, хотя даже у их птичьих предков юрского периода, если мы можем утверждать на основании *археоптерикса*, были только пять пальцев. три пальца, как у наших современных птиц. Можно привести длинный ряд подобных примеров, и современная эмбриология, в частности, внесла большой вклад, который, подобно этому примеру с птичьими пальцами, указывает на определенную упорядоченность в исчезновении отдельных частей органа, ставших ненужными. Части, которые у целостного животного исчезли, не оставив следа, появляются снова в каждом эмбриональном зародыше и исчезают в ходе онтогенеза. Выражаясь метафорически, мы могли бы выразить это на основе теории детерминант, сказав, что детерминанты, по мере того как они становятся слабее, могут контролировать только все более короткий период всего онтогенеза органа, так что в конечном счете возникает не что иное, как его первое начало. Но это всего лишь метафора; мы не можем сказать, что происходит на самом деле, пока не знаем о физиологической роли детерминант и даже о законах, управляющих дегенерацией бесполезного органа. В отношении последнего многое еще могло бы быть достигнуто, если бы сравнительная анатомия и эмбриология изучались с этой определенной целью, и, возможно, мы даже были бы в состоянии сделать более определенные выводы в отношении состава и активности детерминант в зародыше.

Пока же мы должны довольствоваться знанием того, что, согласно гипотезе детерминанта, исчезновение органов, которые стали бесполезными, может рассматриваться как процесс внутреннего отбора, происходящий между "первичными составляющими" (*Anlagen*) зародыша и зависящий от того же принципа "борьбы частей", который Уильям Ру ввел в науку с такими блестящими результатами. Если борьба за пищу и пространство действительно имеет место, то каждое пассивное ослабление должно приводить к постоянному состоянию слабости и длительному и безвозвратному уменьшению размера и силы соответствующего первичного компонента, если только не вмешается личный отбор, который, выбрав сильнейшего среди этих ослабленных первичных компонентов, снова поднимет их на прежний уровень. Но этого никогда не происходит, когда орган становится бесполезным.

Это объясняет, почему исчезают не только части с активной функцией, такие как конечности, мышцы, сухожилия, нервы и железы, когда они перестают функционировать, но и пассивные части, такие как окраска внешних поверхностей животных, безжизненные части скелета членистоногих и точное соответствие их толщины уменьшающейся функции, исчезновение лишних жилок на крыльях и твердого хитинового покрова брюшка, когда оно спрятано в защитном укрытии, как у раков-отшельников, фриганийд и психид. Здесь также мы находим

достаточное объяснение тому факту, что части, которые перестали функционировать, такие как крылья муравьев, могут исчезнуть даже у стерильных рабочих.

Однако принцип зародышевого отбора может быть понят в его полном значении только в том случае, если мы примем во внимание также и положительный аспект. Мы пришли к выводу, что из-за колебаний запасов пищи один набор гомологичных детерминант, представленных в различных идентификаторах, может изменяться в отрицательном направлении, а другой набор - в положительном, и что этого направления будут придерживаться до тех пор, пока на пути не возникнут внутриродовые препятствия. До тех пор, пока этого не произойдет, соответствующая детерминанта будет следовать по пути вариации, который она однажды выбрала, и действительно, тенденция будет усиливаться, потому что каждая пассивная вариация, вверх или вниз, приводит к усилению или ослаблению способности детерминанты к ассимиляции.

Возьмем случай положительной вариации детерминант органа *N*, который был бы более полезен для вида, если бы был более высокоразвитым, чем это было ранее. Изменение в восходящем направлении сначала является чисто пассивным, поскольку возникает из-за колебаний запасов пищи, но вскоре оно становится активным, поскольку усилившиеся детерминанты будут иметь более сильное сродство к пище и будут привлекать все больше и больше доступных запасов. Таким образом, поддерживается увеличенный поток пищи, и его постепенным результатом является такое усиление детерминант в ходе поколений зародышевых клеток, что части, контролируемые этими детерминантами - детерминанты — должны вступить на путь дополнительных вариаций. Если к этому добавить личный отбор, естественный или искусственный, любые колебания этой первичной составляющей в отрицательную сторону будут эффективно предотвращены, направление вариации останется положительным, и продолжающееся вмешательство личного отбора может поднять ее развитие до возможного максимума, то есть настолько, что дальнейшее развитие в том же направлении не приведет к большей приспособленности, и личный отбор должен прекратиться. Это всегда будет происходить, как только дальнейшее увеличение органа нанесет ущерб жизненной силе целого и когда гармония частей тела вследствие этого будет постоянно нарушена.

То, что вариации в сторону увеличения действительно могут сохраняться в течение длительного времени, показано искусственным отбором, практикуемым Человеком в отношении своих домашних животных и культурных растений. Сначала в результате сильно изменившихся условий жизни наступает общая изменчивость или, по крайней мере, изменчивость во многих направлениях; обычные колебания детерминант усиливаются большими колебаниями питательного потока, и для Человека становится возможным сознательно или бессознательно выбирать для размножения все, что он предпочитает, среди случайных вариаций, возникающих в отдельных частях или в целых комплексах частей, и он может таким образом вызвать продолжительное, часто кажущееся неограниченным, увеличение вариаций в том же направлении, хотя он не может оказывать *никакого прямого* влияния на зародышевую плазму или ее детерминанты. Когда детерминанта принимает определенное направление вариации, она сама следует ему, и отбор не может сделать ничего, кроме как обеспечить ей свободный ход, устраняя вариации в других направлениях посредством исключения тех, которые их проявляют.

То, что искусственный отбор может вызывать увеличение доли, давно установлено, но каким образом это возможно и как это может быть теоретически объяснено, до сих пор было очень неясно, ибо даже если мы возьмем благоприятный случай, когда оба родителя обладают желаемой вариацией, нельзя предполагать, что характеры родителей, так сказать, складываются в ребенке; все, что мы можем сказать, это то, что вероятность того, что дети также проявят рассматриваемый признак — например, длинный или кривой нос — становится больше. Несомненно, усиление признака может произойти, если у обоих родителей детерминанты K присутствуют в избытке по сравнению с гетеродинамными детерминантами K и K , поскольку в этом случае повышается вероятность того, что из-за уменьшения делений и амфимиксиса снова будет преобладать детерминанта K , составляющая зародышевую плазму ребенка, и, более того, что эти детерминанты K будут сильно доминировать по сравнению с несколькими K . Таким образом, может случиться, что длинный нос двух родителей приведет к еще более длинному носу у ребенка, или что у родителей значительного телосложения могут родиться еще более крупные дети, но такое увеличение будет ограничено одним поколением и не приведет к постоянному усилению признака; постоянное увеличение не может зависеть просто от количества детерминант K и от их превосходства над противоположными детерминантами, детерминантами K ; оно также должно зависеть от их собственных вариаций, и это опять-таки может зависеть только от зародышевого отбора, а не от личного, хотя первому может существенно помочь генетический отбор. последнее.

То, что наследование от обоих родителей является лишь второстепенным фактором в отношении увеличения доли путем искусственного отбора, становится очевидным из того факта, что *многие вторичные половые признаки* были изменены, хотя селекционер проводил отбор только в отношении одного родителя. Тем не менее именно в этой области были достигнуты наибольшие результаты; посмотрите на японскую породу петухов с хвостовыми перьями длиной шесть футов. Этот поразительный результат был достигнут строжайшим отбором петухов, у которых перья были немного длиннее, чем у других петухов, и увеличение длины перьев зависело — согласно нашей теории — просто от того факта, что путем отбора детерминант, которые уже изменялись в сторону увеличения длины, этот процесс увеличения был защищен от прерывания случайными неблагоприятными условиями питания. Продолжение вариации в восходящем направлении, в котором она уже началась, осуществляется не непосредственно индивидуальным отбором, а косвенно, ибо без этого постоянного нового вмешательства отбора рост был бы склонен остановиться, или вариация могла бы даже принять противоположное направление. Существуют два других действующих фактора, которым мы пока не уделяли достаточного внимания. Это множество ID в каждой зародышевой плазме и половое размножение.

Если — как мы должны предположить — каждая зародышевая плазма состоит из нескольких или многих id, то должно быть несколько или много детерминант каждой части организма, поскольку каждый id потенциально содержит весь организм, хотя и с некоторой индивидуальностью выражения. Таким образом, ребенок определяется не детерминантами одного id, а детерминантами многих id, и вариации любой части тела зависят не от вариаций одного детерминанта X , а от взаимодействия всех детерминант X , которые содержатся в коллективных id соответствующей зародышевой плазмы. Таким образом, только тогда, когда большинство детерминант варьируются в большую или меньшую сторону, они коллективно доминируют в развитии части X и заставляют ее быть больше или меньше.

Мы предположили, что пассивные колебания в питании являются первой причиной индивидуальных вариаций, и очевидно, что действие этой первой причины различия должно быть сильно ограничено множественностью идентификаторов и соответствующих гомологичных детерминант. Ибо, хотя пассивные колебания в питании должны происходить непрерывно в случае всех детерминант, это не означало бы, что они будут следовать в одном направлении во всех детерминантах X всех id , поскольку некоторые детерминанты X могут изменяться в большую сторону, а другие в меньшую, и они могут противодействовать друг другу в онтогенезе; так что во многих случаях колебания отдельных детерминант вообще не будут ощущаться в их продуктах. Но поскольку существует — как мы увидим позже — только два направления вариации, вверх и вниз, плюс и минус, должно также иногда случаться, что большинство выбирает одно направление, и это создает основу, на которой зародышевый отбор может развиваться дальше и на которой он материально поддерживается редуцирующим делением и последующим амфимиксисом.

Поскольку редуцирующее деление удаляет половину идентификаторов и, следовательно, детерминант из зрелой зародышевой клетки, и в зависимости от того, оставляет ли случайность вместе или разделяет большинство X детерминант, изменяющихся в одном направлении, эта конкретная зародышевая клетка будет содержать первичные составляющие плюс- или минус-вариации X , и возможно, что присутствие большинства или меньшинства может быть полностью обусловлено редуцированием. Зародышевая плазма родителя может содержать, например, детерминант X в его двадцати идентификаторах, 12 раз в форме минус-вариации, 8 раз в форме плюс-вариации; и редуцирующее разделение, согласно нашему мнению, может разделить их на две группы, из которых одна содержит восемь плюс- и две минус-вариации, другая десять минус-вариаций, или шесть плюс- и четыре минус-вариации, две другие плюс- и восемь минус-вариаций и так далее. Теперь каждая зародышевая клетка, которая содержит большинство плюс- или минус-вариаций - и это должно быть в случае большинства из них, — может объединиться, если достигнет амфимиксиса, с зародышевой клеткой, которая также содержит большинство плюс—или минус X -детерминант, и если подобное большинство, скажем, плюс-встречаются вместе, то плюс—вариация X должна быть еще более резко подчеркнута у ребенка.

Таким образом, хотя индивидуальные детерминанты X не могут быть спровоцированы на дальнейшую вариацию их сотрудничеством с другими, изменяющимися в том же направлении, коллективный эффект плюсовых детерминант будет больше, и приверженность тому же направлению вариации в следующем поколении будет обеспечена, поскольку, если в зародышевой плазме родителя, например, шестнадцать из двадцати детерминант обладают плюсовой вариацией, отрицательное большинство больше не может быть результатом редуцирующего деления.

Именно от этого должно зависеть действие естественного отбора, то есть индивидуального отбора, — что зародышевая плазма, в которой преобладает благоприятное направление вариации, отбирается для размножения, ибо именно это, и ничто другое, делает естественный отбор, когда он отбирает особей, обладающих предпочтительными вариациями. Восходящий процесс, таким образом, значительно продвигается, потому что противоположные детерминанты все больше и больше элиминируются из зародышевой плазмы, пока не останутся предпочтительные вариации X , и среди них, по мере продолжения восхождения в начатом направлении, противоположные вариации снова отбираются зародышевым отбором, и

так далее. Уменьшение разделенности и амфимиксис, таким образом, являются мощными факторами, способствующими преобразованиям форм жизни, хотя и не являются их конечными причинами.

Теперь, когда мы познакомились с идеей зародышевого отбора, мы попытаемся прояснить, на что он способен и как далеко простирается сфера его влияния, и, в частности, может ли он вызывать длительные трансформации видов без содействия личностного отбора, и какие вариации мы можем приписать ему одному.

Во-первых, я должен ненадолго вернуться к вопросу, который мы уже кратко обсуждали, — должно ли изменение определителя в сторону увеличения или уменьшения продолжаться неограниченно. Мы могли бы быть склонны думать, что большое постоянство, проявляемое многими видами, было явным противоречием этому, ибо, если бы каждое мельчайшее изменение детерминанты обязательно сохранялось неограниченно в одном и том же направлении, мы должны были бы ожидать, что все части организма находятся в состоянии постоянного беспокойства, некоторые изменяются вверх, некоторые вниз, всегда готовые нарушить тип вида. Разве не должна существовать какая-то внутренняя саморегуляция зародышевой плазмы, которая делает невозможным, чтобы каждая возникающая вариация могла сохраняться неограниченно? Разве не должен существовать какой-то автоматический контроль со стороны зародышевой плазмы, которая всегда стремится восстановить состояние равновесия, которое однажды было достигнуто детерминантной системой всякий раз, когда оно нарушается?

Трудно дать какой-либо уверенный ответ на этот вопрос. Мы не можем достичь ясности в этом вопросе благодаря нашим нынешним знаниям о зародышевой плазме, потому что мы не обладаем глубоким пониманием ее структуры; мы можем только делать выводы относительно процессов, происходящих в зародышевой плазме, из наблюдаемых явлений изменчивости и наследования. Но два факта находятся в прямой противоположности друг другу: во-первых, высокая способность к адаптации, которой обладают все виды, и несомненное проявление неограниченной устойчивости в данном направлении изменчивости, как видно из искусственного отбора и исчезновения частей, которые перестали функционировать; и, во-вторых, большое постоянство старых видов, которые действительно всегда демонстрируют определенную степень индивидуальной изменчивости, но без заметных отклонений как частоты явления или во всех возможных направлениях, как это, несомненно, было бы, если бы каждый детерминант, которому благоприятствует случайное увеличение потока питательных веществ, обязательно и непреодолимо продолжал изменяться. далее в том же направлении. Или постоянство таких видов может поддерживаться исключительно посредством личного отбора, который постоянно устраняет все детерминанты, которые превышают ценность отбора, устраняя их обладателей? Я долгое время был убежден, что это истинное решение проблемы, и даже сейчас я не сомневаюсь, что личный отбор действительно поддерживает постоянство вида на определенном уровне, но я не верю, что этого достаточно, а скорее, что необходимо признать уравнивающее влияние зародышевого отбора и приписать ему роль в поддержании постоянства вида, который долгое время был хорошо адаптирован. Меня подводят к этому предположению главным образом явления изменчивости у Человека, поскольку мы обнаруживаем у него тысячу видов мельчайших наследственных индивидуальных вариаций, из которых ни одна, вероятно, не достигает селекционной ценности. Конечно, постоянное повторение сокращающих делений предотвращает наследование какого-либо конкретного

идентификатора, содержащего изменяющийся детерминант, через многие поколения; поскольку так много идентификаторов постоянно удаляются из генеалогического древа путем постоянного отбраковки половины всех идентификаторов каждой зародышевой плазмы, что только небольшая часть идентификатора предка остается у внука, правнука и так далее. Несомненно, некоторые из id предков составляют зародышевую плазму потомков, и если бы все детерминанты одного из этих id начали устойчиво изменяться в большую или меньшую сторону у предка, тогда все детерминанты относительного id у потомков обладали бы вариацией в усиленной степени; и как бы медленно ни развивалась вариация, она достигла бы селекционной ценности у некоторых тех или иных потомков и, таким образом, нарушила бы ранее стабильный тип наиболее идеально адаптированного вида. Тогда потомок, о котором идет речь, погиб бы в борьбе за существование. Но поскольку количество детерминант в зародышевой плазме, вероятно, намного больше, чем у потомков одного поколения, каждый потомок с течением времени неблагоприятно отклонялся бы по какому-то одному признаку от типа вида, и тогда либо все потомки были бы уничтожены, либо тип стал бы нестабильным. Но ни того, ни другого не происходит, и, несомненно, существуют виды, которые остаются постоянными в течение длительных периодов времени, поэтому предположение должно быть ложным, и каждое изменение детерминанты не обязательно происходит в одном и том же направлении без ограничений.

Поэтому я предполагаю, что, хотя небольшие вариации непрерывно происходят в сторону увеличения или уменьшения по всем детерминантам, даже у постоянных видов, большинство из них снова поворачиваются в другом направлении, прежде чем достигнут какой-либо важной степени увеличения, по крайней мере, в зародышевой плазме всех видов, которые имели определенно установленное равновесие на протяжении тысяч поколений. В такой зародышевой плазме, или, говоря более точно, в ядре такой зародышевой плазмы, заметные колебания в потоке питательных веществ вряд ли произойдут, пока внешние условия остаются неизменными, но незначительные колебания, которые не будут лишними даже здесь, часто могут чередоваться и поворачивать в противоположном направлении, и, таким образом, восходящее движение детерминанта может трансформироваться в нисходящее. Каждый детерминант окружен несколькими другими, и мы можем представить, что регулярный поток питательных веществ, который, как мы предположили, может быть частично перекрыт небольшим увеличением детерминанта, и что это вернет излишек обратно. Но как бы мы ни представляли себе эти условия, которые навсегда остались вне сферы наблюдения, предположение о саморегуляции зародышевой плазмы до определенной степени нельзя рассматривать как немыслимое или нефизиологичное.

Но у этой саморегуляции есть пределы; как только увеличение или уменьшение определяющего фактора достигает определенной степени, как только оно выходит за пределы первого незначительного отклонения, оно преодолевает все препятствия и продолжает увеличиваться в том направлении, в котором оно началось. Это должно происходить даже в случае старых и постоянных видов, и достаточно часто, чтобы признать очевидную способность к адаптации во всех направлениях. Каждая часть вида может изменяться за пределами обычных индивидуальных колебаний, и поскольку это возможно только посредством внутривидовых процессов, мы должны предположить, что даже в случае зародышевой плазмы, которая долгое время оставалась в состоянии стабильного равновесия, иногда могут наблюдаться заметные колебания в потоке питательных веществ, и, таким образом, будут происходить более чем обычно выраженные вариации детерминант, на которые это влияет. Они дают материал для

новых адаптаций, если они направлены на физическую пригодность, или же они исключаются либо из-за вероятности сокращения подразделения, либо путем личного отбора, если новые адаптации не требуются.

Установившееся наследственное равновесие зародышевой плазмы, должно быть, легче всего нарушается, когда вид каким-либо образом переносится в новые условия существования, как, например, при одомашнивании растений или животных, и когда вследствие этого, как мы уже предположили, питательные потоки внутри организма постепенно изменяются количественно и качественно; и только по этой причине определенные виды детерминант благоприятствуют, в то время как другие находятся в невыгодном положении. Таким образом, возникает усиленная общая изменчивость домашних животных и культурных растений, известная со времен Дарвина. Нечто аналогичное этому должно происходить в естественных условиях, хотя и медленнее, когда вид подвергается изменению климатических условий, но мы обсудим это позже более подробно.

Таким образом, мы пришли к идее, что незначительным вариациям детерминант можно противодействовать, независимо от того, направлены они вверх или вниз, и что в случае так называемых постоянных видов они действительно часто уравниваются; но что более заметные вариации, вызванные более выраженными колебаниями питания, могут в некотором смысле продолжаться неограниченно, и тогда их можно ограничить и контролировать только личным отбором, то есть удалением соответствующих идентификаторов из генеалогической линии вида.

Можно доказать, что в одном направлении вариации продолжаются без ограничений, а именно вниз, что подтверждается фактом исчезновения *вышедших из употребления органов*, поскольку здесь мы имеем направление вариации, которому следовали до его крайнего предела и которое совершенно независимо от личного отбора; оно протекает совершенно без вмешательства личного отбора и предоставлено полностью самому себе. Важным фактом является то, что исчезновение отдельных частей более крупного органа, согласно всем имеющимся на данный момент данным, происходит с очень *неодинаковой скоростью*, так что, очевидно, в значительной степени зависит от случая, рано или поздно начнет дегенерировать вышедшая из употребления часть. Так, у одного из ракообразных, обитающих в темноте пещер Северной Америки, доли зрительного нерва исчезли, в то время как сетчатка глаза, хрусталик и пигмент сохранились, а у других произошло обратное, и нервные центры сохранились, в то время как части глаза были утрачены (Packard). Таким образом, изменения соответствующих детерминант в сторону уменьшения могут происходить иногда раньше, иногда позже; но однажды начавшись, они продолжают неуклонно, хотя и чрезвычайно медленно.

Но вариация и в сторону увеличения, когда она однажды была запущена, может во многих случаях продолжаться бесконтрольно до тех пор, пока личным отбором не будут установлены ее пределы, когда избыток органа нарушит гармонию частей или каким-либо другим образом уменьшит шансы индивида на выживание в борьбе за существование. Это доказывается, в частности, феноменом искусственного отбора, поскольку почти все части тела домашних птиц и голубей были вызваны чрезмерной изменчивостью в результате скрещивания и, таким образом, должны были, так сказать, быть способны к неограниченному увеличению; и все же, как мы видели, личный отбор не может непосредственно вызвать прогресс в каком-либо направлении вариации; он может обеспечить свободный ход только путем исключения из

скрещивания носителей вариаций с противоположной тенденцией. Бородки кур, хвостовые перья длиннохвостых домашних петухов, длинные и короткие, прямые и изогнутые клювы голубей, необычайно длинные взъерошенные перья яacobинца, увеличение количества рулевых перьев в виде веера и бесчисленное множество других породных признаков этих игрушек селекционера доказывают, что, когда тенденции к вариации в какой-либо части однажды присутствуют, то есть когда они возникли в результате зародышевого отбора, они, по-видимому, продолжают бесконтрольно, пока их дальнейшее развитие окончательно и непоправимо не разрушит гармонию животного мира. части тела. Как только это оказывается под угрозой, порода теряет способность к выживанию, и Дарвин в свое время приводил в пример случаи со многими чрезвычайно короткоклювыми породами голубей, которым требуется помощь заводчика, прежде чем они смогут вылупиться из яйца с твердой скорлупой, потому что их короткие и мягкие клювы больше не позволяют им пробивать себе путь наружу. Здесь нарушена корреляция между твердостью яичной скорлупы и твердостью голубиного клюва, и поддерживать существование породы теперь можно только с помощью искусственных средств.

Должна существовать вероятность того, что нечто подобное произойдет в естественных условиях, и когда это произойдет, соответствующий вид должен вымереть. Но в большинстве случаев саморегуляции, обеспечиваемой личным отбором, будет достаточно, чтобы заставить орган, который находится в процессе увеличения сверх должной пропорции, вернуться в свои надлежащие пределы. Носители таких чрезмерно возросших детерминант погибают в борьбе за существование, и детерминанты, таким образом, исключаются из генеалогической линии вида.

Установив теперь тот факт, что детерминанты могут неограниченно изменяться в своем направлении из-за внутренних, то есть внутриродовых, причин, мы приблизились к пониманию многих вторичных половых признаков, сходство которых с чрезмерным развитием, искусственно вызванным у нашей домашней птицы, столь поразительно. Здесь нам также придется рассматривать зародышевый отбор как корень вариаций оперения и других отличительных признаков, которые развились путем внутризадачного увеличения в великолепно окрашенные гребни, хохолки и воротнички, в длинные или градуированные, многократно увеличенные или стоячие рулевые перья райских птиц, фазанов и колибри. Концепция полового отбора, сформулированная Дарвином, будет изменена настолько, что мы больше не будем вынуждены рассматривать каждый мельчайший шаг в этом совокупном процессе как результат отбора самцов самками. Предпочтение лучших самцов все еще может иметь место и, вероятно, является общим, поскольку только таким образом отличительные мужские признаки могут стать общим достоянием, то есть передаваться всем или большинству *id* зародышевой плазмы, но увеличение индивидуальных детерминант, находящихся в процессе варьирования, происходит в каждом индивидуальном *id* совершенно независимо от этого личного отбора.

Поскольку орган *A* контролирует не один идентификатор с его детерминантой *a* в возрастающей вариации, а поскольку для этого всегда требуется большинство идентификаторов *a*, здесь это должно быть обеспечено личным отбором, как и при обычном естественном отборе. Если самые красивые самцы являются успешными конкурентами, то большинство трансформированных идентификаторов *a* будет передано ряду их потомков, и чем чаще это происходит, тем больше будет большинство, и тем меньше становится опасность того, что оно снова рассеется из-за сокращения деления и амфимиксиса. Личный отбор, таким образом, никоим образом не

становится излишним по сравнению с зародышевым отбором, только он не приводит к увеличению отличительных признаков, а главным образом способствует их закреплению в зародышевой плазме; он собирает, так сказать, только благоприятно варьирующие идентификаторы, и, когда речь идет о сложных вариациях, зависящих от надлежащей вариации многих идентификаторов, он объединяет их. Насколько велико влияние личного отбора в данном случае вторичных половых признаков, мы ясно видим на примере ярко окрашенных партнерш блестящих самцов, поскольку здесь действовал естественный отбор, сохранявший окраску, унаследованную от отдаленных предков.

Но если задаться вопросом, как возникает *первое большинство* детерминант, изменяющихся в одном направлении, то есть две возможности: во-первых, случайно, а во-вторых, под влиянием факторов, которые заставляют конкретные детерминанты всех идентификаторов изменяться почти точно таким же образом. Примеры последнего мы найдем среди климатических разновидностей; но примеры первого рода более важны, поскольку они образуют основу и отправную точку для процессов отбора более высокого порядка, для индивидуального отбора. Может показаться странным, что процессы такой важности должны в конечном счете зависеть от случая; но когда мы вспоминаем, что существует только два направления вариации, а именно плюсовое направление или минусовое направление, мы признаем, что вероятность большинства в том или ином направлении намного выше, чем вероятность абсолютного равновесия между ними, и поэтому существует очень большая вероятность того, что у многих особей вида будет преобладать либо восходящее, либо нисходящее движение детерминанта А.

Теперь, поскольку такие вариационные движения, когда они имеют определенную силу, увеличиваются автоматически, мы можем легко видеть, что они должны постепенно достигать уровня, на котором они приобретают селекционную ценность, и как тогда, путем личного отбора, идентификаторы с благоприятно варьирующимися детерминантами могут быть собраны вместе.

Конечно, невозможно однозначно указать время, с которого в отдельных случаях вариация приобретает биологическое значение, то есть селекционную ценность. Мы можем только сказать в общих чертах, что, как только это достигается, *должен* ; вредная вариация ведет к уничтожению своего обладателя, полезная увеличивает вероятность его выживания. -----

Однако для каждой вариации должна существовать стадия развития, на которой она еще не имеет решающего биологического значения, и эта стадия ни в коем случае не должна быть настолько незначительной, чтобы мы не могли ее увидеть или едва ли можем это сделать: другими словами, существуют признаки, возникшие в результате зародышевого отбора, которые имеют чисто "морфологическое значение".

Часто оспаривалось, может ли существовать такая вещь, как "чисто морфологические признаки", которые безразличны к существованию вида. Этот вопрос раньше был важным, потому что сфера действия и, следовательно, важность отбора Дарвина-Уоллеса - личного отбора — зависит от ответа, поскольку этот способ отбора начинается только тогда, когда признак имеет некоторое биологическое значение. Но как только мы принимаем во внимание зародышевый отбор, вопрос теряет свою важность, потому что теперь мы знаем, что каждая вариация изначально безразлична, но каждая из них при благоприятных обстоятельствах может быть увеличена до такой степени, что приобретает биологическое значение, и что личный отбор

затем берет на себя задачу ее продолжения либо в положительном, либо в отрицательном смысле. Поэтому мы можем пока оставить этот спорный вопрос в покое, поскольку, хотя зародышевый отбор, по-видимому, все еще далек от общепризнанного, мы должны помнить, что мы вовсе не в состоянии судить с какой-либо уверенностью о биологической ценности признака. Какого труда и кропотливого расследования стоило вынести вердикт относительно этого даже в нескольких случаях! Бесчисленные персонажи кажутся безразличными и, тем не менее, являются адаптациями. Дарвин в свое время указывал на необходимость осторожности в этом вопросе, ссылаясь в качестве примера на окраску животных; долгое время этому уделялось очень мало внимания, поскольку считалось, что это не имеет значения. И сколько разнообразных признаков у животных и растений, которые также считались "чисто морфологическими", при более тщательном исследовании показали, что они имеют очень большое биологическое значение. Мне нужно только сослаться на форму, положение, расположение волосков, цвет и блеск цветов и их связь с перекрестным оплодотворением насекомыми, или на толщину и форму листьев тропических деревьев с их восковым налетом и желобообразными отверстиями для отвода тропического дождя, который превращается в ужасный ливень (Хаберландт, Шимпер), или на вялое, перпендикулярное свисание пучков молодых и нежных листьев тех же деревьев, что также обеспечивает защиту от побоев и разрывов под дождем.

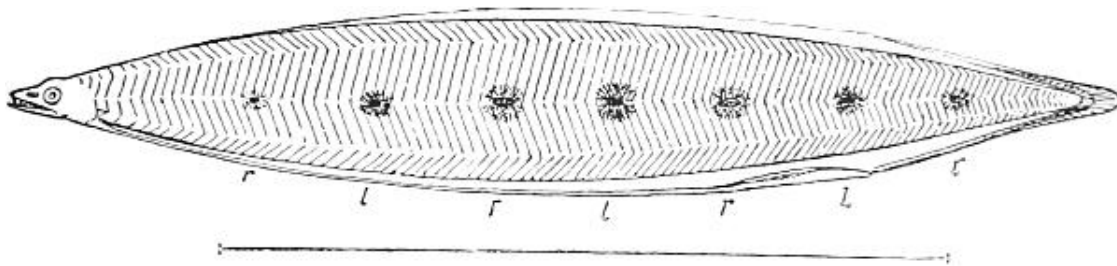


Рис. 107, С. Стадия лептоцефалии американского угря с семью пигментными пятнами, из которых три находятся слева (l) и четыре справа (r). После Эйгенмана.

Существуют даже признаки, биологическое применение которых нам неизвестно, но в отношении которых мы можем утверждать, что они имеют применение. Так Эйгенманн описал личинку американского угря, которая отличается от других так называемых "лептоцефалов" тем, что вдоль ее бока проходит ряд из семи черных пятен. По-видимому, все они лежат повернутой к нам стороной, но на самом деле они распределены по обеим сторонам, три лежат слева, а четыре справа, и расположены так, что выглядят как единый ряд пятен через равные промежутки, поскольку плоская маленькая рыбка абсолютно прозрачна. Повадки этой личинки пока неизвестны, но мы можем заключить, что такое появление простого ряда пятен должно иметь какое-то значение для животного, поскольку такая значительная асимметрия не могла возникнуть по чисто внутренним причинам (рис. 107, С). Возможно, что рыба таким образом сделана похожей на части какой-нибудь морской водоросли и что таким образом она защищена от многих врагов; то, что с каждой стороны нет полного ряда, может зависеть от того факта, что два ряда были бы видны одновременно и что они размыли бы друг друга в глазах плавающего врага и, таким образом, уничтожили бы сходство рисунка с его неизвестной моделью.

Но нельзя отрицать, что существуют признаки, которые не имеют особого биологического значения. Несомненно, есть много таких характеров, которые стоят за порогом хорошего или плохого и на которые, следовательно, не влияет личный отбор; трудно, а часто и невозможно указать на них с уверенностью. Форма человеческого носа и человеческого уха, цвет волос и радужной оболочки могут быть такими индифферентными признаками, особенности которых следует относить исключительно к зародышевому отбору. С другой стороны, я бы не рискнул утверждать, что веселая окраска и сложные отметины на крыльях наших современных чешуекрылых всегда и во всех случаях неважны, даже когда мы не можем интерпретировать их детали ни как защитные, ни как признак тошнотворности, ни как миметические. Обычно очень точное сходство цветового рисунка у особей каждого вида, по-видимому, указывает на вмешательство индивидуального отбора в той или иной форме, ибо каким другим способом могло развиваться в зародышевой плазме такое большое количество вариаций в одном и том же направлении, на что указывает это постоянство признака.

Мы, конечно, знаем, что окраска бабочек и мотыльков может изменяться из-за внешних и особенно климатических воздействий, но это объясняет только простые модификации окраски, а не происхождение сложных цветовых узоров, которые действительно возникают. Поэтому я верю вместе с Дарвином, что половой отбор имел к этому большое отношение, отдавая небольшое предпочтение вариациям, полученным в результате спонтанного зародышевого отбора, и, таким образом, предотвращая повторное рассеивание большинства однажды приобретенных разнообразных идентификаторов, но всегда собирая их больше, и таким образом обеспечивая свободу действий для развития нового признака посредством внутризадачных процессов. Таким образом, возник не только блеск наших *Lycænidæ* и крупных *Morphidæ* Южной Америки, но и многие цветные пятна, полосы, перевязи, глаза и другие компоненты, которые постепенно с течением времени превратились в сложный цветовой рисунок многих наших современных бабочек. Я хотел бы напомнить любому, кто сомневается в этом, о факте, подтверждающем точку зрения о том, что личный отбор способствовал образованию этих цветов - я имею в виду незаметную окраску самок многих из этих блестящих самцов, — в то время как в отличие от этих случаев существуют другие виды, у которых оба пола одинаково блестящи, так что невозможно, чтобы простой спонтанный зародышевый отбор мог определить, что самки, из-за их женственности, должны отличаться от самцов иным образом.

Но хотя я полагаю, что половой отбор, в частности, имел большое отношение к формированию окраски чешуекрылых, основу всех этих цветовых вариаций все же следует искать в зародышевом отборе, и позже мы увидим, как можно рассматривать разнообразные и часто относительно резкие преобразования маркировки как результат взаимодействия климатических влияний с зародышевым отбором.

Конечно, также должны быть незначительные изменения в отметинах бабочек, которые зависят исключительно от внутренней игры сил в детерминантной системе, и к этому следует отнести отметины многих "изменчивых" видов, вариации которых являются простыми колебаниями в деталях маркировки, которые поэтому доставили много хлопот систематикам. По-настоящему незначительные вариации редко или никогда не объединяются в "постоянную" форму, и того факта, что существуют виды, которые "изменчивы" в такой высокой степени, достаточно, чтобы заставить нас отнести их вариации к их неважности, поскольку, если бы они обладали какой-либо биологической ценностью, менее ценные из них постепенно были бы удалены отбором. Возможно, к ним следует отнести изменчивые виды некоторых мотыльков, таких как *Arctia caja*,

и особенно *Arctia plantaginis*, маленького "медведя" Альп и Апеннин. Но из того факта, что существуют такие колебания в окраске чешуекрылых, мне кажется, мы должны заключить, что виды, которые демонстрируют высокую степень постоянства своих отметин, подверглись влиянию отбора или климатических воздействий, которые повернули игру сил внутри детерминантной системы в одном направлении у всех особей. Все эти соображения и выводы вполне обоснованны и полезны теоретически, но их трудно применить к отдельным случаям, и там, где это делается, это должно быть сделано с величайшей осторожностью и, по возможности, на основе исследований, специально предпринятых для этой цели; ибо откуда нам знать, не станет ли вид, который сегодня очень изменчив, спустя геологическую эпоху очень постоянным? В любом случае мы должны предположить, что заметные колебания символов связаны со многими трансформациями.

ЛЕКЦИЯ XXVI

ОТБОР ЗАРОДЫШЕЙ (продолжение)

Зародышевый отбор, спонтанный и индуцированный—Климатические формы *Polyommatus phlæas*—Уродства —Чрезмерное увеличение вариаций — Может ли это привести к уничтожению вида?—Сальтаторные вариации, медно-буковые, плакучие деревья— Происхождение половых отличительных признаков—Формирование пород среди домашних животных—Дегенеративные челюсти—Зубы человека—Близорукость—Молочные железы— Маленькие руки и ноги—Восходящая вариация—Таланты, интеллект—Сочетание умственных способностей—Конечные корни наследуемой вариации—Есть только плюсовые и минусовые вариации—Отношения детерминант к их детерминантам—Игра сил в детерминантной системе id—Зародышевый отбор, подавляемый личным отбором—Возражение по поводу мельчайших деталей вещество зародышевой плазмы.

До сих пор мы выводили вариации детерминант зародышевой плазмы, на которых мы основывали процесс зародышевого отбора, из случайных локальных колебаний питания, таких, которые должны происходить у индивидуального id, независимо от питания других id той же зародышевой плазмы. Но, несомненно, существуют также влияния, которые вызывают сходные изменения в питании у всех id, и которые, следовательно, воздействуют одинаковым образом на все гомологичные детерминанты, поскольку они чувствительны к рассматриваемому изменению в питании. К этой категории относятся изменения во внешних условиях жизни, и в частности климатические изменения. Таким образом, только зародышевый отбор приводит к появлению большинства идентификаторов с детерминантами, изменяющимися в одном и том же направлении, и личный отбор не играет никакой роли в трансформации вида. Много лет назад я проводил эксперименты с маленькой бабочкой, *Pararga egeria*, и они показали, что повышенная температура так повлияла на куколок этой формы, что бабочки появились с другим, более глубоким желтым основным цветом, похожим на тот, что у давно известной южной разновидности *Мейоне*. Более решающими, однако, были эксперименты с *Polyommatus phlæas*, маленькой "огненной бабочкой", которые были проведены в восьмидесятих годах

Меррифилдом в Англии и мной почти в одно и то же время. Я рассмотрю их позже более подробно, а здесь скажу только, что эта бабочка, ареал которой простирается от Лапландии до Сицилии, встречается в двух формах, южная отличается "напылением" темно-черного цвета, от северной, у которой поверхности крыльев чисто красно-золотистые. Эксперименты показали, что южная форма может быть искусственно выведена теплом, и интерпретация должна заключаться в том, что прямое влияние более высокой температуры влияет на качество питательных жидкостей в зародышевой плазме, и, таким образом, в то же время детерминанты одного или нескольких видов крыльевых чешуек изменяются во всех id в одном и том же направлении таким образом, что они дают начало черным чешуйкам вместо прежних красно-золотистых. Таким образом, несомненно, что существуют внешние воздействия, которые заставляют определенные детерминанты изменяться определенным образом. Я называю эту форму зародышевой изменчивости "индуцированным" зародышевым отбором и противопоставляю ее "спонтанному" отбору, который вызван не внепрородными влияниями, а вероятностями внутризадачных питательных условий, и который, следовательно, не будет легко проявляться одновременно во всех ID зародышевой плазмы и, таким образом, не приведет к вариациям одного и того же рода в гомологичных детерминантах всех id.

Эти два процесса также следует отличать друг от друга в их отношении к личностному отбору, поскольку индуцированный зародышевый отбор будет продолжать усиливаться до тех пор, пока не будет достигнут максимум вариации, соответствующий природе внешних воздействий и соответствующих детерминант. Поскольку все идентификаторы одинаково подвержены влиянию и изменяются одинаковым образом, личному отбору не за что зацепиться, и вариация может продолжать усиливаться, даже если она станет биологически пагубной. Но совсем иначе обстоит дело со спонтанным зародышевым отбором, который имеет свои корни не во всех, а только в большинстве id. Здесь вариация может продолжать увеличиваться только за счет зародышевого отбора, но только до тех пор, пока она не приобретет положительную или отрицательную биологическую ценность, то есть до тех пор, пока она не станет благоприятной или наносящей ущерб жизни индивида; тогда вмешивается личный отбор и решает, продолжать ли ей увеличиваться или нет. Следовательно, спонтанный зародышевый отбор может привести к общей изменчивости целого вида только тогда, когда он дополняется каким-либо внешним фактором, таким как, в частности, полезность вариации.

Это, однако, не означает, что индифферентные вариации большого количества не могли возникнуть в результате спонтанного зародышевого отбора, но они оставались бы ограниченными небольшим числом особей и рано или поздно снова исчезли бы. Врожденные уродства человека могут частично подпадать под эту категорию. Если, например, определенные детерминанты по причине особо благоприятных местных условий питания сохраняются в течение длительного времени в прогрессивных вариациях, они станут настолько сильными, что та часть, которую они определяют, окажется избыточной, возможно, удвоенной. Наследственный полидактилизм у Человека, возможно, может быть объяснен на основе этого принципа, и я уже относил его к более быстрому росту и дублированию определенных детерминант зародыша еще до того, как сформулировал идею зародышевого отбора. В этом я был солидарен с патологом Эрнстом Циглером, который определил полидактилию как зародышевую вариацию и, в отличие от других, не интерпретировал ее в атавистическом смысле, как возврат к неизвестным шестипалым предкам. Все избыточные или дефектные наследственные пороки развития могут быть отнесены только к зародышевому отбору, то есть к

длительно сохраняющейся прогрессивной или регрессивной вариации определенных групп детерминант в большинстве id.

Тот факт, что, насколько показывает наш опыт, лишние пальцы никогда не наследуются более чем в пяти поколениях, может быть просто объяснен, поскольку не было причин для вмешательства личного отбора ни в негативном смысле, поскольку шестипалое состояние не угрожает жизни, ни в положительном, поскольку оно не приносит пользы. Деформация зависит от спонтанной зародышевой вариации, которая должна была иметь место у большинства id, иначе она не проявилась бы. Но такое большинство "полидактильных" id склонно снова рассеиваться у каждого нового потомка и снова сокращаться до меньшинства, которое больше не может давать о себе знать шансами уменьшения деления и примесью нормальных id при амфимиксисе. Полидактильная раса людей могла возникнуть только при содействии личного отбора; в этом случае, несомненно, было бы столько же шансов на успех в выведении шестипалой расы, сколько было при выведении кривоногих овец Анкон от единственного барана, который был деформирован таким образом. Без постепенного выделения зародышей с нормальными идентификаторами, то есть без личного отбора, такие спонтанные уродства, как и все *спонтанные* вариации, не смогут достичь постоянного совершенства.

Это часто должно иметь место и в свободной природе, но позже, в разделе, посвященном образованию видов, нам придется исследовать, не возникают ли также внешние обстоятельства (инбридинг), которые позволяют спонтанным вариациям стать постоянными признаками породы, даже если они не остаются ни хорошими, ни плохими и, следовательно, не подвержены действию личного отбора.

В целом, однако, амфигония с ее сокращением идентификаторов и постоянным смешиванием чужеродных идентификаторов сформирует корректив к отклонениям, которые могут возникнуть в результате процессов отбора внутри id и которые приводят к чрезмерному развитию определенных структур, к полному нарушению гармонии частей и, в конечном счете, к уничтожению вида.

Однако следует признать, что Эмери, вероятно, был прав, когда обратил внимание на возможность "конфликта между зародышевым и личным отбором". Вполне возможно, что в случаях полезных вариаций, то есть адаптаций, процессы отбора внутри зародышевой плазмы могут привести к чрезмерному развитию, которое личный отбор не может контролировать, потому что из-за их более ранней полезности они в течение ряда поколений и видов закрепились не только в большинстве id, но и почти во всех id коллективной зародышевой плазмы вида. В этом случае обращение вспять должно быть трудным и медленным, поскольку сбор идентификаторов с относительно более слабыми детерминантами может происходить только медленно, и сомнительно, выживет ли вид достаточно долго, чтобы медленный процесс вступил в силу. Но, помимо вопроса времени, такое сокращение чрезмерного развития иногда было бы совершенно невозможным по той простой причине, что личному отбору не за что было бы ухватиться.

Дедерляйн указал, что многие признаки продолжают увеличиваться на протяжении целого ряда вымерших видов и в конечном итоге достигают такого избытка, что приводят к уничтожению вида, как, например, рога гигантского оленя или саблевидные зубы некоторых плотоядных в дилuviальный период. Я должен буду обсудить это более подробно, говоря о вымирании видов; здесь достаточно сказать, что такое продолжительное увеличение в том же направлении

никогда не может быть отнесено *исключительно* к зародышевому отбору, поскольку едва ли возможно, чтобы вид — а тем более целый ряд видов — возник с вредными признаками; они вымерли бы, еще находясь в процессе возникновения. Хотя мы видим, что ирландский олень с его огромными рогами, более десяти футов в поперечнике от кончика до кончика, был тяжело нагружен, мы вряд ли вправе делать вывод, что размер и вес груза на его голове с самого начала привели к его гибели - ибо в этом случае вид вообще никогда бы не развился, — но вполне возможно, что в тот или иной момент условия жизни вида изменились таким образом, что тяжелые рога стали для него фатальными. В этом случае направление вариации, которое овладело всеми id, больше не могло в достаточной степени контролироваться личным отбором, потому что вариации в противоположном направлении были бы слишком незначительными, чтобы достичь селективной ценности. Внезапные или, по крайней мере, быстро происходящие изменения в условиях жизни, такие как появление могущественного врага, исключают все шансы на адаптацию из-за медленного действия личного отбора.

Если мы посмотрим на этот вопрос более внимательно, то увидим, что утверждение о том, что только зародышевый отбор приводит к вымиранию вида путем кумулятивного увеличения структур, которые и без того избыточны, не совсем верно; *это неспособность индивидуального отбора идти в ногу с более быстрыми изменениями условий жизни и сколько-нибудь значительно сократить чрезмерное развитие за короткое время*. Это всегда было бы возможно в течение длительного времени, поскольку детерминанты избыточного органа *E* никогда не могут быть одинаково сильными во всех id; они всегда колеблются около среднего значения, каким бы высоким это среднее значение ни было. И здесь все еще должна быть возможность того, что редуцирующие деления и амфимиксис могут привести к формированию большинства id с более слабыми *E*-детерминантами, и, если будет предоставлено достаточное время, искусственный отбор мог бы, путем последовательного отбора особей, скажем, с более слабыми рогами, вызвать нисходящее движение вариаций. Нет вариативных движений, которые нельзя было бы остановить; любое направление можно повернуть вспять, но должно быть предоставлено время и что-то, за что можно ухватиться. В случае с гигантским оленем этого не хватало, поскольку его не удалось бы спасти, даже если бы его рога сразу стали на пару футов короче, а отбор зародышей вряд ли может иметь такое большое значение.

Аналогичными наследственным уродствам и представляющими особый интерес в связи с процессами внутри зародышевой плазмы являются "*спортивные*" вариации значительной величины, которые внезапно проявляются без того, чтобы мы могли увидеть для них какую-либо определенную внешнюю причину. Я уже подробно обсуждал их в своей работе "*Зародышевая плазма*" и показал, насколько просто эти, по-видимому, капризные явления наследственности могут быть поняты *в принципе* с точки зрения теории зародышевой плазмы.

Шансы передачи сальтаторной вариации будут больше или меньше в зависимости от того, затрагивает ли вариация соответствующих детерминант абсолютное большинство ids или значительное большинство, поскольку чем больше ids варьировалось, тем больше вероятность того, что большинство сохранится на протяжении последующих редуцирующих делений и амфимиксиса, то есть что семена растения воспроизведут вариацию и не вернуться к предковой форме. Хотя один из наиболее удовлетворительных результатов id-теории заключается именно

в интерпретации этих условий, я не хочу здесь вдаваться в подробности, а сошлюсь на детали в моей *Зародышевой плазме*, опубликованной в 1894 году, которую я считаю актуальной до сих пор. В то время я еще не сформулировал идею зародышевого отбора, но объяснение возникновения таких спортивных вариаций, которое я дал, было основано на предположении о колебаниях питания в зародышевой плазме, которые приводили к вариациям определенных детерминант. Все еще не хватало осознания того, что однажды выбранного направления вариации необходимо придерживаться до тех пор, пока не будет встречено сопротивление, и что детерминанты находятся в пищевой корреляции друг с другом, так что изменения в одном детерминанте должны отражаться на соседних, как я объясню более полно позже. Я также показал на конкретных примерах, что такие виды спорта, хотя они и являются внезапными - "сальтаторными" — по своему способу возникновения, долго подготавливаются интимными процессами в зародышевой плазме. Эта "невидимая прелюдия" вариации зависит от зародышевого отбора. Когда дикорастущее растение высевает в садовую землю, ему не требуется сразу вносить изменения; друг за другом могут сменять друг друга несколько, даже много поколений, которые не проявляют спортивного интереса; однако внезапно виды спорта появляются, сначала поодиночке, затем, возможно, в значительном количестве. Однако, ни в коем случае не всегда встречается значительное количество, поскольку некоторые разновидности наших садовых цветов появились только один раз, а затем были размножены семенами; и такие сальтаторные игры у растений, выращенных из семян, обычно постоянны в их семенах, и если их оплодотворить их собственной пылью, они правильно размножаются — доказательство того, что одни и те же вариации должны были иметь место в соответствующих детерминантах у подавляющего большинства id.

У животных, по-видимому, такие сальтаторные вариации встречаются гораздо реже, чем у растений; примером такого рода является случай, подробно рассмотренный Дарвином с "павлином с черными плечами", который внезапно появился на птичьем дворе. Гораздо более многочисленными, однако, являются случаи среди растений, и особенно среди растений, находящихся в стадии культивирования. Это указывает на то, что здесь мы имеем дело с воздействием внешних условий, влияний питания, которые вызывают медленное изменение определенных детерминант, иногда способствуя, а иногда сдерживая. Как только большинство измененных таким образом идентификаторов оказывается в семени, внезапно и, по—видимому, прерывисто появляется вид спорта - растение с лепестками или листьями разной окраски или формы, с махровыми цветками, с вырождающимися тычинками или с каким-либо другим отличительным признаком, и эти новые признаки сохраняются, если сорт размножают без скрещивания.

Но иногда случается, хотя и реже, что вариация может проявляться не у всего растения, а у отдельных побегов. К этому классу принадлежат "разновидности почек" наших лесных деревьев - медно-буковые, медно-дубовые и медно-фундуковые, различные фасцинированные разновидности дуба, бука, клена и березы и "плакучие деревья"; также многочисленные разновидности картофеля, подорожника и сахарного тростника. Похоже, что лишь немногие из них хорошо размножаются при размножении из семян, или, другими словами, они обычно демонстрируют возврат к предковой форме: с другой стороны, например, у плакучего дуба почти все сеянцы демонстрируют признаки нового сорта, хотя и "в разной степени". Вероятно, не на все данные о возможности передачи почковидных изменений через семена следует полагаться, и новые исследования весьма желательны, но тот факт, что во многих случаях они могут размножаться не только отводками и черенками, но и семенами, является наиболее

важным в нашем настоящем обсуждении, поскольку доказывает, что и здесь различные детерминанты должны содержаться в большинстве идентификаторов. Поскольку сальтаторную вариабельность проявляет только один побег, изменяться могла только зародышевая плазма, которая содержалась в клетках этого одного побега, и это должно было происходить во многих id, чтобы вариабельность преобладала и находила выражение. Но то, что и в этом случае вариация проявляется не у всех, а лишь у небольшого большинства ids, подтверждается частым возвратом почковых сортов к предковой форме. Я уже сообщал о случае такого рода, показанном мне профессором Страсбургером в Ботаническом саду Бонна, где у граба с глубоко вдавленными "дубовыми листьями" была одна ветка, на которой были вполне обычные грабовые листья. В моем собственном саду есть дубовый кустарник разновидности "папоротниколистый", на ветвях которого есть несколько листьев обычной формы; пестролистный клен с почти белыми листьями часто демонстрирует на отдельных ветвях возврат к свежим зеленым листьям предковой формы. Из этого мы видим, что то, что так энергично оспаривается многими, должно произойти в действительности, а именно дифференциальное или неэквивалентное ядерное деление, поскольку в противном случае было бы непонятно, как идентификаторы новой разновидности, если они однажды достигнут большинства в дереве, могут уступить место в отдельной ветви большинству идентификаторов предков. Только дифференциальное ядерное разделение, в виде редуцирующего разделения, может быть причиной этого. Конечно, это подразумевает только неодинаковое или дифференциальное распределение идентификаторов между двумя дочерними ядрами, а не разделение отдельных идентификаторов на неэквивалентные.

То, что в свободной Природе почковые вариации, предоставленные сами себе, могут когда-либо стать постоянными разновидностями, вероятно, маловероятно из-за непостоянства их семян, которые по-настоящему размножаются только в редких случаях; маловероятно также, что такие вариации, как меднолистный бук, плакучий ясень и так далее, могли бы выстоять в борьбе за существование с более старыми видами; но, конечно, ничто не мешает нам предположить, что при определенных обстоятельствах сальтаторные вариации, когда они имеют зародышевое происхождение, могут стать устойчивыми разновидностями и даже привести к разделению вида. Это может произойти, например, когда вариации остаются за пределами хорошего и дурного и, таким образом, не являются ни преимуществом для существования вида, ни недостатком для него. В следующей главе мы обсудим влияние изоляции на формирование видов, и будет видно, что в определенных условиях могут сохраняться даже индифферентные вариации и что сальтаторные вариации, как, например, в эволюции видов наземных улиток или бабочек, могли существенно способствовать этому.

Я хотел бы еще больше подчеркнуть роль сальтаторных вариаций, возникающих в результате зародышевого отбора, в происхождении вторичных половых признаков. Как только личный отбор, будь то половой или обычный, отдает предпочтение в качестве полезной в каком-либо смысле сальтаторной вариации, она не только сохраняется и становится признаком разновидности, но и может увеличиваться, и мы должны спросить, часто ли такие внезапные вариации полезны, особенно когда речь идет не об отдельных признаках в отдельности, а о целых их сочетаниях. Если мы можем судить по видам спорта цветов и листьев растений, трансформации, полезные для вида в целом, редко происходят внезапно, то есть они происходят лишь в нескольких из очень многочисленных видов спорта; гораздо чаще это безразличные, хотя вполне заметные и часто бросающиеся в глаза вариации.

По этой причине я склонен приписывать сальтаторным вариациям значительную долю в выработке отличительных половых признаков. Из сальтаторных вариаций цветов, плодов и листьев мы знаем, что они могут быть достаточно заметны даже при их первом появлении, и поэтому мы вправе находить в таких вариациях зачатки многих декоративных отличительных признаков, которые встречаются у самцов стольких животных, особенно бабочек и птиц. Как только будет признано, что вариации значительного количества, которые медленно подготавливались в зародышевой плазме посредством зародышевого отбора, могут внезапно обрести выражение, одно из возражений против полового отбора устраняется, поскольку заметные вариации необходимы для осуществления такого рода отбора, поскольку рассматриваемые изменения должны привлекать внимание самок, если мы хотим отдать им предпочтение. Без такого предпочтения, даже если оно не совсем строгое и последовательное, немыслимо длительное увеличение количества декоративных символов.

Но поскольку внутриродовые нарушения положения равновесия в детерминантной системе лежат в основе сальтаторных вариаций наших культурных растений, они также должны были сыграть значительную роль в эволюции пород среди наших домашних животных, которая, следовательно, никоим образом не является полностью результатом искусственного отбора, воздействующего на вариации индивидуальных признаков. У всех пород, в формировании которых участвовало более одного определенного признака, как, например, у широконосых пород собак - бульдога и мопса, — мы можем отнести своеобразные вариации многих частей тела к нарушениям равновесия детерминантной системы, которые выявляют любопытный комплекс признаков не внезапно, как в случае сальтаторных вариаций, а постепенно и все в большей степени. Дарвин относил такие трансформации всей фации животных, когда сознательно выбирается один изменяющийся признак, к корреляции, и под этим он понимал взаимное влияние частей животного друг на друга. Такая корреляция, безусловно, существует, как мы уже видели при обсуждении гистонального отбора, но здесь мы скорее имеем дело с корреляцией частей зародышевой плазмы, с эффектами зародышевого отбора, который под влиянием искусственного отбора конкретных признаков постепенно вызывает более заметные нарушения во всей детерминантной системе.

В эволюции наших пород домашних животных зародышевый отбор в негативном смысле, должно быть, также сыграл свою роль — я имею в виду ослабление и дегенерацию индивидуальных детерминант. Только таким образом, как мне кажется, мы можем объяснить приручаемость наших домашних животных, собак, кошек, лошадей и т. Д., В которых по крайней мере частично исчезли все инстинкты дикости, бегства от Человека, склонность кусаться и нападать. Конечно, очень трудно оценить, насколько это связано с приобретенным навыком в течение жизни человека. Случай со слоном может быть приведен в качестве доказательства прирученности, которая возникает в течение жизни человека, поскольку всех ручных слонов отлавливают в дикой природе, но, по-видимому, пойманные молодые хищные животные, такие как лиса, волк и дикая кошка, не говоря уже о львах и тиграх, никогда не достигают той степени прирученности, которую демонстрируют многие из наших домашних собак и кошек. Очень значительные различия в степени прирученности собак и кошек показывают, что речь идет об инстинктах, различающихся в разной степени.

Если это так, то инстинкт дикости, если я могу выразиться так ради краткости, выродился вследствие его избытка и в процессе зародышевого отбора, который позволил детерминантам

соответствующих частей мозга вступить на путь нисходящей изменчивости, на котором они не встретили сопротивления со стороны личного отбора.

Герберт Спенсер привел против моей позиции случай уменьшения размера челюстей у многих пород собак, особенно у мопсов и других комнатных собачек, который он рассматривал как свидетельство наследования приобретенных признаков. Но этот и аналогичные случаи дегенерации органа в течение длительного периода, в течение которого животное было изъято из условий естественной жизни, достаточно понятны при допущении стойкого зародышевого отбора, которому способствует панмиксия. Челюсти и зубы у этих избалованных домашних животных больше не нуждаются в поддержании на уровне силы и остроты, необходимых для их предков, которые зависели от этих признаков, и поэтому они опустились ниже этого уровня, стали меньше и слабее, но не могли исчезнуть совсем, поскольку процесс вырождения был остановлен или останавливается вмешательством личного отбора.

Даже нижняя челюсть у человека многими авторами объявляется дегенеративной. Коллинз обнаружил, что нижняя челюсть современного англичанина на одну девятую меньше, чем у древнего британца, и наполовину меньше, чем у австралийцев; Флауэр показал, что мы являемся расой микродонтов, как египтяне, в то время как китайцы, индийцы, малайцы и негры являются мезодонтами, а андаманцы, меланцы, австралийцы и тасманийцы - макродонтами. Само по себе это не означает, что у нас наблюдается дегенерация зубных рядов, хотя на этот вывод намекают другие факты, такие как изменчивость зубов мудрости. Действительно, нас не должно удивлять, что в этом случае должна была начаться тенденция к регрессивной изменчивости, поскольку с более высокой культурой и более утонченными методами питания требования, которые личный отбор был вынужден предъявлять к зубному ряду, значительно уменьшились, и, таким образом, вмешался бы зародышевый отбор.

Всем известно, как ухудшилось качество человеческих зубов с развитием культуры, и это не только в высших классах, но даже среди крестьянства, как заметил Аммон. Прошли времена, когда сырое мясо было деликатесом, а плохие зубы означали плохое питание, если не фактическую голодовку. Даже в наши дни голод играет ужасную и периодически повторяющуюся роль элиминатора среди некоторых негроидных рас.

Культура снизила уровень совершенства многих других органов человека, и некоторые из них все еще находятся в процессе разрушения. Когда я сформулировал идею панмиксии и применил ее для объяснения случаев, которые ранее относились к наследованию результатов неиспользования, я рассматривал близорукость цивилизованного человека с этой точки зрения. В то время мое мнение вызвало оживленную оппозицию, особенно со стороны окулистов, которые очень решительно относили это явление к наследованию приобретенной близорукости и действительно рассматривали его как доказательство передачи функциональных модификаций.

Но, помимо того факта, что предположение об этом способе наследования теперь должно рассматриваться не только как недоказанное, но и как противоречащее надежным данным, панмиксия в сочетании с непрерывными колебаниями внутри зародышевой плазмы-зародышевым отбором — дает лучшее объяснение, чем когда-либо могла предложить другая теория. В то время я указывал, что выживание индивида среди цивилизованных рас в течение очень долгого времени не зависело от совершенства его зрения, как это происходит, например, в случае охотящегося или воинственного индейца, или хищного зверя, или травоядного

животного, преследуемого хищным зверем. И это ни в коем случае не связано исключительно с изобретением очков, но в гораздо большей степени с тем фактом, что каждому человеку больше не нужно все успевать, так что для менее зорких остаются открытыми многочисленные возможности добывания средств к существованию; то есть разделение труда в человеческом обществе сделало выживание близоруких вполне осуществимым. Как только это разделение труда достигло такой степени, что создание семьи представляло для близорукого индивидуума не большую трудность, чем для человека с нормальным зрением, близорукость уже не могла быть устранена; и частично из-за смешения с нормальным зрением, но частично также из-за непрекращающихся отрицательных колебаний соответствующих детерминант зародышевой плазмы неизбежно должны были начаться колебания в нисходящем направлении, и они будут продолжаться до тех пор, пока личным отбором им не будет установлен предел. Между тем, мы, очевидно, все еще находимся в разгаре процесса ухудшения зрения; и противодействие ему в своей деятельности несколько заторможено, потому что, хотя людям с чрезвычайно плохим зрением по большей части препятствуют в получении независимых средств к существованию и созданию семьи, это, безусловно, благодаря нашей ошибочной человечности, не всегда так. Есть даже случаи заключения брака между двумя слепыми людьми!

Однако пока ухудшение зрения не зашло слишком далеко; от него страдают далеко не все семьи, и даже в Германии, стране с самым "длинным школьным классом" и наибольшим числом лиц, пользующихся очками, близорукость все еще обычно приобретается отдельными лицами, хотя часто должна быть более или менее выраженная предрасположенность к нему. Распространенным возражением против этой точки зрения является то, что в Англии, Франции и Италии процент близоруких людей намного ниже, и, на самом деле, в этих странах гораздо меньше людей носят очки. Это, однако, не доказывает, что подобное ухудшение зрения не началось и там, ибо как можно было бы обнаружить небольшие наследственные зачатки, если бы они не усугублялись ухудшением зрения в течение жизни человека из-за большого количества чтения плохого шрифта и письма с наклоненной головой, как это все еще слишком часто бывает во многих немецких школах.

То, что наша интерпретация посредством панмиксии на основе зародышевого отбора верна, мы заключаем также из того факта, что близорукость, как было доказано, является частым признаком даже среди наших домашних животных, таких как собака и лошадь. Эти животные получают защиту и содержание от Человека, и их выживание и размножение больше не зависят от остроты их зрения, и, таким образом, глаз утратил свое первоначальное совершенство, точно так же, как у Человека, хотя в этом случае чтение и письмо не играют никакой роли.

Можно было бы перечислить целый ряд подобных незначительных повреждений отдельных органов и систем органов, все из которых появились в результате длительного и интенсивного культивирования Человека. Все это должно зависеть от зародышевого отбора, от постепенно прогрессирующего ослабления соответствующих детерминантных групп в условиях панмиксии, то есть в отсутствие положительного отбора.

К этому следует добавить ухудшение состояния молочных желез и молочных желез, а также неспособность вскармливать потомство, что является главным результатом этого. Здесь мы имеем вариативную тенденцию, которая не могла проявиться у людей на более низкой ступени культуры, и она не стала общей в низших классах общества среди нас.

Другим показательным примером является мышечная слабость представителей высших классов, и вся гимнастика и спорт будут бесполезны до тех пор, пока относительная мышечная слабость не станет препятствием для получения средств к существованию и создания семьи. Даже всеобщая воинская повинность ничего не сделает, чтобы остановить это падение физических сил. Конечно, военная служба укрепляет тысячи и сотни тысяч индивидуумов, но это не мешает слабакам размножаться и, таким образом, воспроизводить расовую деградацию. Но было бы действительно хорошо, если бы только тем, кто прошел срочную военную службу, было разрешено заводить детей.

Только среди крестьян, поскольку они действительно работают, а не просто смотрят на землю как на собственников, такое ухудшение общей мускульной силы не могло стать постоянной тенденцией изменения соответствующих детерминант, потому что среди настоящих крестьян физическая сила является условием наличия семьи и ее содержания — по крайней мере, в среднем.

Уменьшение твердости и толщины костей у высших классов и многие другие признаки цивилизации следует рассматривать с точки зрения панмиксии и зародышевого отбора; возможно, также уменьшение размеров рук и ног, которые часто встречаются наряду с более изящным общим телосложением у высших слоев европейских народов. Конечно, не было бы ничего удивительного, если бы в семьях, которые обычно вступают в смешанные браки и материальное существование которых никоим образом не зависит от обладания большими и сильными руками и ногами или костями в целом, развилась нисходящая вариация соответствующих факторов, определяющих рост зародышей, но это никогда не могло бы перейти определенный предел, потому что тогда это было бы пагубно даже для цивилизованной жизни. Наблюдение Страсбургера убедило меня в том, что мы должны быть очень осторожны и не рассматривать большие руки и ноги как прямой результат тяжелого физического труда. Особенно его поразил тот факт, что крестьяне высоких Татр (Карпат) отличались маленькими руками и ногами.

Но в то время как цивилизация вызвала многочисленные нисходящие вариации в зародыше, она, с другой стороны, была причиной многочисленных наследственных улучшений—вариаций в восходящем направлении. Это открывает новую почву, поскольку до сих пор мы сталкивались с альтернативой: либо принять наследование приобретенных признаков и на этом основании направить таланты и умственные способности цивилизованного Человека на развитие в течение многих поколений, либо допустить увеличение умственных способностей только в той мере, в какой они обладают "ценностью отбора", то есть в той мере, в какой они могут быть решающими в борьбе за существование. К этим умственным качествам относятся ум и изобретательность во всех направлениях, смелость, выносливость, способность к комбинациям, изобретательская сила, уходящая корнями в воображение и плодородие идей, а также стремление к достижениям и трудолюбие. На протяжении долгой истории человеческой цивилизации эти умственные качества, должно быть, возрастали в ходе борьбы за существование, но как появились особые таланты, такие как те, что проявляются в музыке, живописи и математике? И как развились моральные добродетели цивилизованного Человека, и в частности бескорыстие? Ибо вряд ли можно утверждать, что какой-либо из этих дарований обладает селекционной ценностью для индивида.

В мои намерения не входит обсуждать эти вопросы подробно; они слишком многогранны и имеют слишком большое значение, чтобы касаться их просто вскользь; более того, много лет назад я изложил свои взгляды на этот предмет, рассмотрев один пример — музыкальное чутье человека. Я не верю, что музыкальное чутье зародилось в Человеке или что оно существенно усилилось со времен первобытного человека, но в сочетании с высшей психической жизнью цивилизованных народов его выражения и применения поднялись на более высокий уровень. Это, так сказать, инструмент, который перешел к нам от наших животных предков и на котором мы научились играть тем лучше, чем больше развивался наш ум; это непреднамеренный "вспомогательный эффект" чрезвычайно тонких и высокоразвитых органов слуха с их нервными центрами, которые наши животные предки приобрели в борьбе за существование и которые в их случае сыграли гораздо более важную роль в сохранении жизни, чем в нашем. Музыкальное чутье можно сравнить с рукой, которая была развита даже у обезьян, но которую цивилизованный человек в наше время использует уже не только для выполнения своей первоначальной функции - хватания, но и для многих других целей, таких как письмо и игра на фортепиано. И точно так же, как рука возникла не из-за необходимости играть на пианино, так и чрезвычайно тонкий слух высших животных развился не ради музыки, а скорее для того, чтобы они могли распознавать своих врагов, друзей и добычу в темноте и тумане, в лесу, на пустоши и на больших расстояниях.

Вероятно, то же самое происходит и с остальными особыми психическими способностями. Я, конечно, не утверждаю, что они, подобно музыкальному чувству, в какой-то момент не играли роли в борьбе за существование и выживании и, следовательно, не могли увеличиваться, но увеличение, безусловно, было не непрерывным, а часто прерывистым, так что оно распространялось только на небольшие группы потомков и, следовательно, могло лишь очень медленно способствовать повышению психических способностей целого народа. Но у определенных индивидов и семей такие улучшения, несомненно, происходили бы посредством зародышевого отбора, и мне кажется вероятным, что они никогда бы не были полностью утрачены снова, даже если бы они казались таковыми, но передавались бы в меньшинстве через цепочку поколений и немного повысили бы средний уровень рассматриваемого таланта и даже могли бы, при благоприятных обстоятельствах, способствовать развитию гения. Мы знаем, насколько сильна наследственность таких специфических талантов; давайте предположим, что детерминанты, скажем, музыкального чувства, благодаря внутривидовым возможностям питания, были запущены на пути возрастающих вариаций; они будут продолжать двигаться по этому пути до тех пор, пока откуда-то не будет объявлена остановка. Это может произойти только в том случае, если при редуцирующем делении или при амфимиксисе высокоразвитые музыкальные детерминанты будут полностью или частично устранены или сведены к меньшинству. До тех пор, пока этого не произойдет, восходящая вариация будет продолжаться, и тогда мы, возможно, станем свидетелями рождения Моцарта или Бетховена. Личный отбор не повлияет ни в положительном, ни в отрицательном смысле, поскольку высокое развитие музыкального чувства не влияет ни на продвижение, ни на замедление борьбы за существование; следовательно, рост будет продолжаться до тех пор, пока подавляющее большинство высокоразвитых музыкальных детерминант, которые мы должны предполагать в случае музыкального гения, не уменьшатся или даже не превратятся в меньшинство из-за неблагоприятных сокращающих делений зародышевых клеток и ассоциации с зародышевыми клетками менее музыкальных партнеров.

Тот факт, что никогда не было известно, чтобы высокоразвитые специфические таланты передавались по наследству более чем через семь поколений, вполне согласуется с этой точкой зрения. Но даже это постоянство наблюдалось только в случае музыкального таланта, а длительное сохранение унаследованного таланта вполне может быть связано, как предполагает Фрэнсис Гальтон в своих знаменитых статистических исследованиях феномена наследования, с тем фактом, что музыкальные мужчины не так легко выбирают жен, у которых абсолютно отсутствует этот талант. Было бы легко воспитать чрезвычайно одаренную музыкальную группу семей внутри немецкой нации, если бы мы могли обеспечить, чтобы только высокоодаренные в музыкальном плане люди объединялись в браке — то есть если бы личный отбор мог сыграть свою роль. В другой, более общей области умственных способностей был зарегистрирован случай подобного рода, поскольку Гальтон рассказывает нам о трех высокоодаренных английских семьях, которые вступали в браки на протяжении десяти поколений и за это время едва ли произвели на свет потомка, который не заслуживал бы называться выдающимся человеком в том или ином направлении.

Конечно, такое непрерывное сохранение на протяжении длительного ряда поколений высокого общего умственного уровня более возможно, чем передача и приумножение конкретного таланта, поскольку в первом случае речь идет о сочетании различных высоких умственных способностей, из которых не все должны быть развиты в каждом индивидууме, и все же индивидууму не обязательно опускаться до посредственности, если он обладает сочетанием других качеств. Но в музыкальном таланте, с другой стороны, падение с однажды достигнутой высоты происходит, как только этот единственный признак больше не представлен в достаточно сильном большинстве определяющих факторов. Конечно, было бы ошибкой полагать, что талант Себастьяна Баха или Бетховена зависел исключительно от высокоразвитого музыкального чувства; у них, как и у всех великих художников, многие высокоразвитые умственные качества должны были сочетаться с музыкальным чувством; простак никогда не смог бы написать Мессу си минор или Страсти по Матфею, даже если бы он обладал музыкальным гением Себастьяна Баха. В этом факте кроется еще одна причина, по которой гениальность редко обнаруживается на одной и той же высоте в двух последовательных поколениях; сочетание умственных характеристик всегда варьируется от отца к сыну, и незначительные смещения могут привести к очень большим различиям в проявлениях конкретного таланта. При определенных обстоятельствах слабое развитие одной черты характера, такой, например, как сила действия, или чрезмерное развитие другой, такой как нерешительность или бессвязность, может настолько свести на нет существующие благоприятные сочетания умственных качеств, таких как, скажем, музыкальное чутье, изобретательский талант, глубина чувств и т.д., что они не приносят никаких плодов, достойных упоминания. И поскольку, как мы уже видели, различные умственные качества родителей передаются в определенной степени раздельно, то есть поскольку они могут проявляться у детей в самых разнообразных сочетаниях, мы скорее должны удивляться тому, что ярко выраженный талант в определенном направлении может сохраняться в семье в течение двух с половиной столетий, чем тому, что это происходит очень редко. Ибо уменьшение разделения всегда означает новое объединение существующих ментальных качеств, а амфимиксис - добавление к ним свежих.

Таким образом, зародышевый отбор, то есть свободное, спонтанное, но определенно направленное изменение отдельных групп детерминант, лежит в основе тех поразительных индивидуальных особенностей, которые мы называем специфическими талантами; но он может

достигать наивысшего уровня лишь в редких случаях и в единичных случаях, потому что личный отбор не благоприятствует этим талантам, и поэтому чрезмерно высокоразвитые детерминанты, от которых они зависят, могут рассеиваться в течение поколений; они могут снизиться до меньшего большинства или даже меньшинства, и в этом случае они больше не будут проявляться в видимых умственных качествах.

Мы вывели процесс зародышевого отбора на основе предположения, что питание всех частей и частиц организма, следовательно, также детерминант и биофоров зародышевой плазмы, подвержено колебаниям. Мы рассматривали возникающие в результате вариации этих последних и мельчайших единиц зародышевой плазмы как конечный источник всех наследственных вариаций и, следовательно, основу всех преобразований, которые органический мир претерпевал в течение веков и претерпевает до сих пор.

Нам еще предстоит выяснить, можем ли мы дать какое-либо более точное описание природы этих единиц зародышевой плазмы. Если я не ошибаюсь, мы можем сказать, по крайней мере, настолько, что все вариации, в конечном счете, количественны и что они зависят от увеличения или уменьшения жизненно важных частиц или их составляющих, молекул. По этой причине я до сих пор всегда говорил только о двух направлениях изменения — направлении плюс или минус от среднего. То, что кажется нам качественным изменением, на самом деле есть не что иное, как большее или меньшее, различное смещение составляющих, составляющих высшую единицу, неравномерное увеличение или уменьшение этих составляющих, низших единиц. Мы говорим о простом росте клетки, когда ее масса увеличивается без каких-либо изменений в ее составе, то есть когда соотношение составных частей и химических комбинаций остается неизменным; но клетка изменяет свое *строение*, когда это соотношение нарушается, когда, например, красные пигментные гранулы, которые раньше присутствовали, но были едва видны, увеличиваются, так что клетка выглядит красной. Если раньше красных гранул не было, они могли образоваться в результате расщепления определенных других частиц — протоплазмы, например, в ходе метаболизма, так что, среди прочих веществ, образовались красные гранулы мочевой кислоты или какого-то другого красного вещества. В этом случае качественное изменение также зависело бы от увеличения или уменьшения количества определенных более простых молекул и атомов, составляющих молекулу протоплазмы. Таким образом, в конечном счете, все вариации зависят от количественных изменений составляющих, из которых состоит изменяющаяся часть.

На этот аргумент можно было бы возразить, что химия познакомила нас с изомерными комбинациями, качественные различия которых зависят не от различного *числа* составляющих их молекул, а от их различного расположения; можно было бы предположить, что нечто подобное должно происходить и в морфологических отношениях. И, на самом деле, похоже, что так оно и есть. Мы можем, например, представить, что сто волосков в одно время равномерно распределены по спинке жука, а в другое время стоят близко друг к другу и образуют своего рода щеточку, но хотя эта щеточка была бы новым признаком жука, все же ее развитие зависело бы от количественных различий, а именно от того факта, что на одном и том же участке кожи, на котором в первом случае был, возможно, только один волос, во втором случае их было сто. Количество волосковых клеток заметно увеличилось на этом небольшом участке. Точно так же характерная полосатость зебры зависит не от качественного изменения кожи в целом, а от повышенного отложения черного пигмента в отдельных клетках кожи, следовательно, от количественного изменения. По отношению ко всему животному это качественная вариация, в

отличие, например, от лошади, но по отношению к составным частям, которые порождают качественную вариацию, она чисто количественная. Характер всего здания меняется, когда изменяется пропорция камней, из которых оно состоит.

Таким образом, детерминанты зародыша могут не только увеличиваться или уменьшаться в целом, но и некоторые виды биофоров, из которых они состоят, могут увеличиваться больше, чем другие, при определенных измененных условиях, и в этом случае сами детерминанты будут качественно изменяться, так что из меняющихся численных пропорций различных видов биофоров могут возникать вариации характеристик детерминант, а следовательно, и качественные вариации органов, контролируемых детерминантами — детерминантами. Но, поскольку ничто живое не может считаться неизменным, сами биофоры могут, из-за колебаний питания, расти неодинаково, и, следовательно, различаться по своим качествам. Проследить за этим более подробно и попытаться угадать игру сил внутри мельчайших жизненных комплексов в настоящее время означало бы дать волю воображению, но в принципе нельзя возражать против предположения, что каждый элемент жизни, вплоть до самых низших и мельчайших, может из-за неравномерности в его питании не только начать восходящее или нисходящее движение равномерного роста, но также может изменяться *качественно*, то есть по своим признакам, потому что его составные части меняют свои пропорции.

Конечно, мы не знаем ничего определенного относительно единиц зародышевой плазмы, и мы не можем сказать, что необходимо для того, чтобы детерминанта определяла часть развивающегося организма тем или иным способом; таким образом, у нас нет определенного представления об отношениях, существующих между вариациями детерминант и вариациями их детерминантов, но мы знаем, по крайней мере, так много, что наследственная вариация части возможна только тогда, когда изменяется соответствующая частица в зародышевой плазме; и мы можем, по крайней мере, предположить, что они соответствуют друг другу настолько, что большее развитие зародышевой плазмы возможно. одно подразумевает большее развитие другого, и что изменение этих отношений вспять невозможно. Если детерминанта X исчезает из зародышевой плазмы, детерминанта X исчезает из сомы. Следовательно, на основании степени развития органа можно сделать вывод о силе его детерминанты и предположить, что плюсовые и минусовые вариации в обоих случаях соответственно велики.

Но в дополнение к колебаниям равновесия зародышевой плазмы, которые лежат в основе всех наследственных вариаций, мы должны принимать во внимание то, чего мы уже вкратце касались, — корреляцию детерминант, влияние на одну детерминанту окружающих. Я говорил ради краткости о "детерминанте" части, хотя все большие и более важные части, безусловно, следует рассматривать как представленные несколькими или многими, если не целыми группами детерминант. Хотя совершенно не в наших силах проследить сложные процессы взаимного влияния детерминант друг на друга, мы можем сказать, по крайней мере, *что эти влияния должны существовать*, и здесь мы имеем слабое указание на то, что должно происходить в случае спонтанных вариаций внутри зародышевой плазмы. Прежде всего, мы должны рассматривать индивидуальные детерминанты как расположенные группами, так что, например, детерминанты правой и левой половины тела лежат вместе и, следовательно, часто подвергаются совместным воздействиям, вызывающим вариации, так что обе изменяются в одном и том же направлении в одно и то же время. На самом деле, аналогичные деформации, такие как полидактилия как правой, так и левой рук, и даже кистей и стоп одновременно,

действительно имеют место. То, что правая и левая руки, передние и задние конечности представлены в зародыше особыми детерминантами, может быть выведено из их часто различной филетической эволюции в различные формы рук и ног, например, в плавник и рудиментарную заднюю ногу у кита, а также из случаев частичного наследования, которые редки, но которые, несомненно, имеют место, например, когда у человека материнский голубой глаз с одной стороны головы и отцовский карий глаз с другой. Но едва ли не более поразительными, чем различия между этими гомологичными или гомотипичными частями, являются их точки сходства, и они, вероятно, могут быть частично отнесены к их соседнему расположению и общей истории в зародышевом веществе, хотя гораздо большая их доля, вероятно, обусловлена их адаптацией к сходным функциям, и поэтому их следует рассматривать как феномен конвергенции внутри одного организма.

Мы уже видели, что первое усиление роста одного детерминанта означает лишение питания, каким бы незначительным оно ни было, его соседей; это, конечно, можно снова выровнять, если одновременно уменьшить требования к общему питательному потоку из другой четверти; но возможно, что требования из другой четверти также могут увеличиться, и тогда лишение будет более заметным, и детерминанты, пострадавшие таким образом сразу с двух сторон, будут опускаться вниз с большей скоростью. Но также возможно, что большинство детерминант части могут изменяться в сторону увеличения и, благодаря их объединенной повышенной способности к ассимиляции, направлять к себе такой значительно увеличенный поток питания, что весь орган — например, конкретное перо у птицы — изменяется в направлении увеличения и становится все крупнее и крупнее, как мы видим в случае многих декоративных перьев; или что определенные детерминанты изменяются только в том, что касается некоторых из их биофоров, и аналогично в отношении их детерминант, например, когда группа чешуек на крыле бабочки, которые ранее были черными, становятся более крупными. ярко-синий. Вероятно, также может случиться, что такие вариации внутри детерминант передаются соседним детерминантам, потому что условия питания, которые вызвали изменение первых, распространились и на окружающие их. Увеличение количества ярко окрашенных пятен у птиц и бабочек дает нам основание заключить, что процессы такого рода происходят внутри зародышевой плазмы.

Я воздержусь от того, чтобы развивать эту идею более подробно и переводить наблюдаемые отношения и вариации полностью сформированных частей тела на язык зародышевой плазмы; но кое-что можно считать несомненным, а именно, что между элементами зародышевой плазмы существуют многочисленные взаимосвязи и влияния и что одна вариация влечет за собой другую, так что - обычно с очень медленной скоростью, то есть в ходе поколений и видообразования, - определенные вариации происходят по чисто внутризадачным причинам - вариации, которые, поскольку они остаются неизменными. выходящие за пределы хорошего или дурного сами по себе могут изменить характер вида, но которые, будучи захвачены личным отбором, могут путем просеивания и комбинирования идентификаторов привести к еще более высокому развитию.

Если мы далее рассмотрим, что изменение части тела должно зависеть не только от качества внешнего стимула, но также и от строения, реактивной способности части тела, мы поймем, что сходные изменения в питании могут вызывать изменение двух разных детерминант по-разному, и когда мы подумаем, что каждое изменение в питании должно продолжаться от точки, с которой оно началось, с уменьшающейся силой в определенном направлении, мы получим еще

один фактор в изменении детерминант, который по-разному влияет даже на похожие детерминанты.

Наконец, если мы вспомним, что детерминанты различного строения также будут извлекать различные ингредиенты из питательного потока и, таким образом, вызывать в нем различные виды химических изменений, вызывая, таким образом, измененное поступление питательных веществ к соседним детерминантам, мы получим некоторое представление об очень сложном и деликатном, но совершенно определенном наборе процессов, о механизме, о котором мы, конечно, можем только догадываться, но результаты которого ясно лежат перед нами в спонтанных изменениях организма. Мы понимаем в принципе возможность сальтаторной вариации как более или менее распространенного, более или менее заметного нарушения видового типа в той или иной группе признаков, и мы можем признать, что те "калейдоскопические вариации", которые Эймер считал единственной основой трансформации видов и которые совсем недавно снова были выдвинуты на передний план Де Фриз[20], вероятно, являются факторами трансмутации, действующими в ограниченной сфере.

[20] См. конец главы. xxxiii.

Но мы должны думать обо всей этой борьбе и взаимных влияниях как о происходящих в минимально возможном масштабе, так что только путем длительного суммирования они могут произвести какой-либо видимый эффект, и мы никогда не должны забывать о существенном значении множества id, поскольку эти "спонтанные" вариации могут происходить различным и совершенно независимым образом в каждом индивидуальном id. Если бы это было не так, никакое вмешательство личного отбора было бы невозможно, естественного отбора не существовало бы, и адаптация организма от отдельной клетки до целого оставалась бы совершенно необъяснимой. Весь урожай спонтанных зародышевых вариаций, когда бы он ни перестал быть "безразличным" и ни стал "хорошим" или "плохим", попадает под ножницы личного отбора и под его почти суверенную власть.

С другой стороны, внезапное первое появление сальтаторной вариации происходит совершенно независимо от личного отбора, в зависимости от сходных вариаций в ряде идентификаторов, которые остаются латентными до тех пор, пока им не удастся в процессе редуцирующего деления, предшествующего амфимиксису, достичь большинства. В случае внезапных почковых вариаций мы, возможно, можем предположить, что уменьшение деления, происходящее каким-то все еще непроверенным ненормальным образом, является причиной, по которой зародышевая вариация внезапно становится видимой — предположение, ранее предлагавшееся в качестве объяснения реверсии этих видов спорта.

Таким образом, объясняется редкость почковой вариации, в то время как большая частота сальтаторных вариаций у растений, размножаемых семенами, может быть объяснена регулярным возникновением редуцирующего деления при половом размножении. Но то, что одни и те же или сходные вариации могут проявляться у нескольких, а могут быть и у многих, ids одновременно, должно зависеть от сходных общих воздействий, которые воздействуют на растение в целом, как это происходит при культивировании, внесении удобрений и так далее. Я вернусь к этому при обсуждении влияния окружающей среды.

В некоторых кругах вся эта концепция зародышевого отбора была охарактеризована как простой плод воображения, осуждаемый только на том основании, что она основана на различиях в питании между такими чрезвычайно малыми количествами вещества, как хромосомы ядерного вещества внутри зародышевой клетки. Количество вещества, конечно, ничтожно мало, но оно тем не менее нуждается в питании, и можем ли мы поверить, что поток питания для всех невидимо мельчайших жизненно важных элементов совершенно одинаков? Можно допустить, что питание за пределами *ids* обычно обильное, хотя, несомненно, в нем также происходят колебания, но из этого, конечно, не следует, что каждая жизненно важная единица внутри *id* одинаково расположена по отношению к запасам питательных веществ, или что в ее распоряжении есть пища в равных количествах, или даже что каждая имеет столько, сколько ей когда-либо может понадобиться. Утверждать подобное, по-моему, почти то же самое, как если бы житель Луны, глядя на землю в превосходный телескоп и ясно различая город Берлин с его бурлящими толпами и железными дорогами, доставляющими предметы первой необходимости со всех сторон, заключил из этого изобилия, что в городе преобладал величайший избыток и что у каждого из его жителей было столько средств к существованию, сколько ему могло потребоваться.

Мы, конечно, не должны делать вывод из того факта, что мы не можем заглянуть в структуру, требования и методы питания очень маленькой массы вещества, что ее питание не может быть неодинаковым и что оно не может своим неравенством приводить к очень существенным различиям, особенно когда мы имеем дело с веществом, которому мы должны приписать чрезвычайно сложную организацию, состоящую из огромного количества чрезвычайно мелких частиц. То, что эта сложность неоспорима, теперь признают многие, кто раньше считал возможным верить в простую структуру зародышевой субстанции. Насколько сложной по своему строению является не только зародышевая субстанция, но и каждая клетка высшего организма, и насколько далеко за пределами видимости простираются ее дифференцировки и расположения, привлекают наше внимание самые последние гистологические исследования, такие как те, которыми мы обязаны Хайденгайну, Бовери и многим другим. Весь научный мир был поражен, когда узнал о таинственном ядерном веретене в семидесятых годах, и с тех пор это было совершенно отодвинуто в тень открытием центросферы, центросомы, а совсем недавно даже центриоли, и теперь мы верим, что эти чудесные центры силы могут или должны обладать своим собственным делительным аппаратом! Перед лицом открытий, подобных этим, никто, вероятно, не сможет упорствовать в признании существующим только того, что раскрывается или даже намекается самыми мощными объективами; никто больше не может сомневаться в том, что далеко за пределами видимости организация все еще лежит в основе жизни и что в ней доминируют упорядоченные силы. Мне, по крайней мере, кажется более убедительным приводить доводы от феноменов наследственности и изменчивости к огромной массе мельчайших жизненно важных единиц, сгруппированных вместе в узком пространстве *id*, чем приводить доводы от расчетного размера атомов и молекул к количеству, которое, как мы обоснованно предполагаем, присутствует в *id*. В своей книге о зародышевой плазме я произвел расчеты такого рода и пришел к цифрам, которые казались мне слишком маленькими для требований теории зародышевой плазмы. Это было расценено как доказательство того, что я пренебрегаю фактами ради своей теории, но скорее следует спросить, является ли размер атомов и молекул фактом, а не весьма сомнительным результатом неопределенного метода расчета. Несомненно, современная химия установила *относительные* весовые пропорции

атомов и молекул с поразительной точностью, но она может делать лишь очень неопределенные заявления относительно *абсолютного* размера конечных частиц. Следовательно, допустимо предположить, что они обладают еще большей степенью детализации, когда этого требуют факты из другой области науки.

Мы *должны* предполагать детерминанты, и, следовательно, в зародышевой плазме должно быть место для них; вариации видов могут быть объяснены только через вариации зародышевой плазмы, поскольку только они приводят к наследственной изменчивости. Именно на этом фундаменте построен мой первоначальный отбор; достиг ли я в основном истины, покажет будущее; но то, что я не исчерпал эту новую область, а только открыл ее, я очень хорошо знаю.

ЛЕКЦИЯ XXVII

БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН

Идеи Фрица Мюллера—Развитие ракообразных—дафний—саккулин— паразитических веслоногих моллюсков—Личинок высших ракообразных—Смена филетических стадий в онтогенезе—*Фундаментальный биогенетический закон Геккеля*—Палингенез и кеногенез —Изменение филетических форм путем интерполяции в удлинённом онтогенезе—Обоснование выводов от онтогенеза к филогенезу—Серия работ Вюртембергера о Аммониты—Филогения отметин у гусениц сфингид—Уплотнение филогении в онтогенезе—Пример из ракообразных—Исчезновение бесполезных частей—Вариация гомологичных частей в соответствии с корреляциями Эмери, Зародышевой плазмы—Гармония с теорией детерминант—Размножение детерминант в ходе филогенеза.

То, что я предлагаю обсудить в этой лекции, следовало бы рассмотреть на более ранней стадии, если бы мы обязались строго придерживаться исторической последовательности научных открытий, поскольку явления, с которыми мы собираемся иметь дело, получили признание вскоре после возрождения идеи эволюции, и действительно, они стали первым важным открытием, сделанным на основе дарвиновской доктрины происхождения. Я представил их на этой стадии, потому что они имеют отношение к феноменам наследования и их модификациям, понимание которых — насколько мы пока можем говорить о понимании вообще — возможно только на основе теории наследования. Следовательно, чтобы исследовать эти явления и их причины, необходимо было сначала представить теорию наследственности, как я это сделал в теории зародышевой плазмы. Мы должны рассмотреть связь между *развитием* многоклеточных особей и *эволюцией* вида, между зародышевой историей и расовой историей, или, как мы говорим вслед за Геккелем, между онтогенезом и филогенезом.

Задолго до Дарвина отдельные натуралисты отмечали, что определенные стадии развития высших позвоночных, таких как птицы и млекопитающие, проявляют сходство с рыбами, и они говорили о рыбоподобной стадии птичьего эмбриона. "Натурфилософы" начала девятнадцатого

века, Окен, Тревиранус, Меккель и другие, на основе теории трансмутации того времени пошли гораздо дальше и заявили, что признают, например, в эмбриональной истории человека повторение различных стадий развития различных животных, от полипа и червя до насекомого и моллюска. Но фон Бер впоследствии показал, что такое сходство никогда не бывает между различными типами, а только между представителями одного и того же общего типа, например, позвоночных; и Иоганн Мюллер утверждал, с точки зрения старой теории сотворения мира, что "выражение наиболее общего и простого плана позвоночных" повторялось в развитии высших позвоночных, приводя в качестве примера, что на определенной стадии эмбриогенеза даже у Человека были заложены жаберные дуги, которые впоследствии были поглощены. Но почему этот "план" должен был осуществляться там, где впоследствии от него следовало отказаться, оставалось совершенно непонятным.

Ответ на этот вопрос стал возможен только с возрождением Теории происхождения, и первым, кто пролил свет в этом направлении, был Фриц Мюллер, который в своей работе "*К Дарвину*", опубликованной в 1864 году, интерпретировал историю развития индивида, "онтогенез", как сокращенное и упрощенное повторение, так сказать, рекапитуляцию расовой истории вида, "филогению". Но в то же время он совершенно ясно осознавал — что действительно было ясно всем, — что "расовую историю" нельзя просто прочесть из "истории зародыша", но что филогения часто "размыта", с одной стороны, слиянием и сокращением стадий, поскольку развитие всегда "прокладывает" более прямой путь от яйца к совершенному животному, в то время как, с другой стороны, она часто "фальсифицируется" борьбой за существование, которую приходится поддерживать свободноживущим личинкам.

При обосновании этих взглядов Фриц Мюллер опирался главным образом на личинки, и в частности на личинки ракообразных, и факты, которые были частично новыми, а частично интерпретированы по-новому, были настолько поразительными, что невозможно было отрицать их важность. В частности, он обратил внимание на тот факт, что у нескольких низших отрядов ракообразных самые разнообразные виды имеют сходную форму, когда выходят из яйца, причем все они представляют собой маленьких неsegmentированных личинок с передним глазом и шлемообразной верхней губой, а также с тремя парами придатков, две задние пары которых представляют собой двусторчатые плавательные ножки, покрытые щетинками. По размеру и форме тела, и особенно хитинового панциря, эти личинки различаются в различных систематических группах; так, например, личинки веслоногих ракообразных имеют простую овальную форму, в то время как личинки усоногих образуются спереди в виде двух роговидных отростков и так далее, но в основном все они похожи, и долгое время эти личиночные формы выделялись специальным названием "науплиусы" (рис. 109).

Развитие совершенного животного начинается с продольного роста науплиуса; задний конец удлиняется и становится segmentированным, между передней частью и хвостом вставляется больше сегментов, и на этих новых парах конечностей могут вырасти новые. Количество этих сегментов и конечностей варьируется в зависимости от группы, к которой принадлежит животное. Таким образом, тело совершенного животного у маленьких киприд всегда состоит из восьми сегментов, семь из которых несут по паре конечностей на каждого; у жаброногих, с другой стороны, количество сегментов варьируется от двадцати до шестидесяти при десяти с лишним сорока парах ног; у дафнид или водяных блох около десяти сегментов с семью-десятью парами конечностей, а у веслоногих около семнадцати сегментов с одиннадцатью парами конечностей. Различие между отрядами зависит не только от различий в количестве сегментов

и конечностей, но в не меньшей степени от формы и развития сегментов и, прежде всего, конечностей, и в этой связи стоит отметить, что дополнительные конечности, которые вырастают, обычно появляются сначала как плавательные ножки бирамоза, а впоследствии видоизменяются по форме. Таким образом, пары челюстей, числом три, которые появляются у веслоногих ракообразных, развились из таких плавательных конечностей, а также вторая пара антенн у веслоногих ракообразных и челюсти жаброногих, циррипед и т. Д.

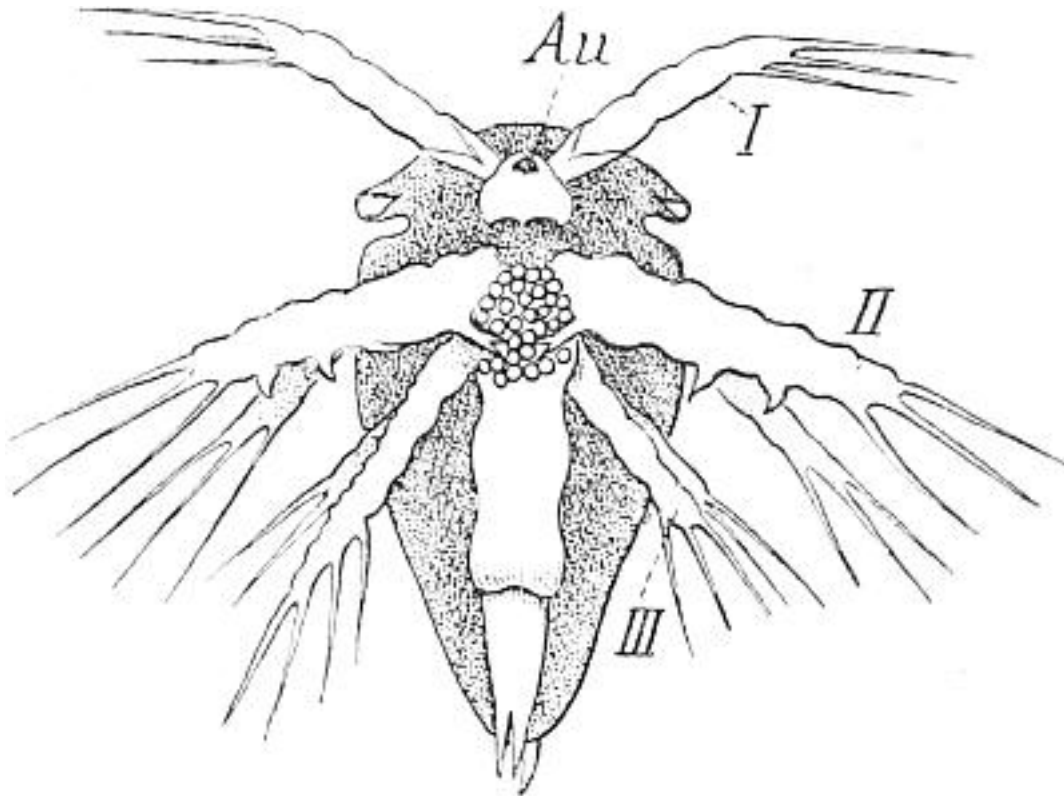


Рис. 108. Личинка науплиуса одного из низших ракообразных. After Fritz Müller. *Au*, передний глаз; *I*, первая пара конечностей, соответствующая будущим антеннам; *II* и *III*, два плавательных придатка бирамозы.

Если, таким образом, перед нами в "зародышевой истории" (онтогенезе) довольно точное повторение "расовой истории" (филогении), мы можем заключить из этого, что примитивные формы расы ракообразных были животными, состоявшими из нескольких сегментов, и что из них в ходе истории земли возникли очень разнообразные современные группы ракообразных путем добавления новых сегментов и приспособления конечностей на них, которые сначала были двуногими плавательными ногами, к различным видам функций, одна из которых становится антенна, другая - челюсть или плавательная рука, третья, четвертая, пятая и так далее, прыгающая нога, копулятивный орган, яйценосец, жаброносец или хвостовой плавник.

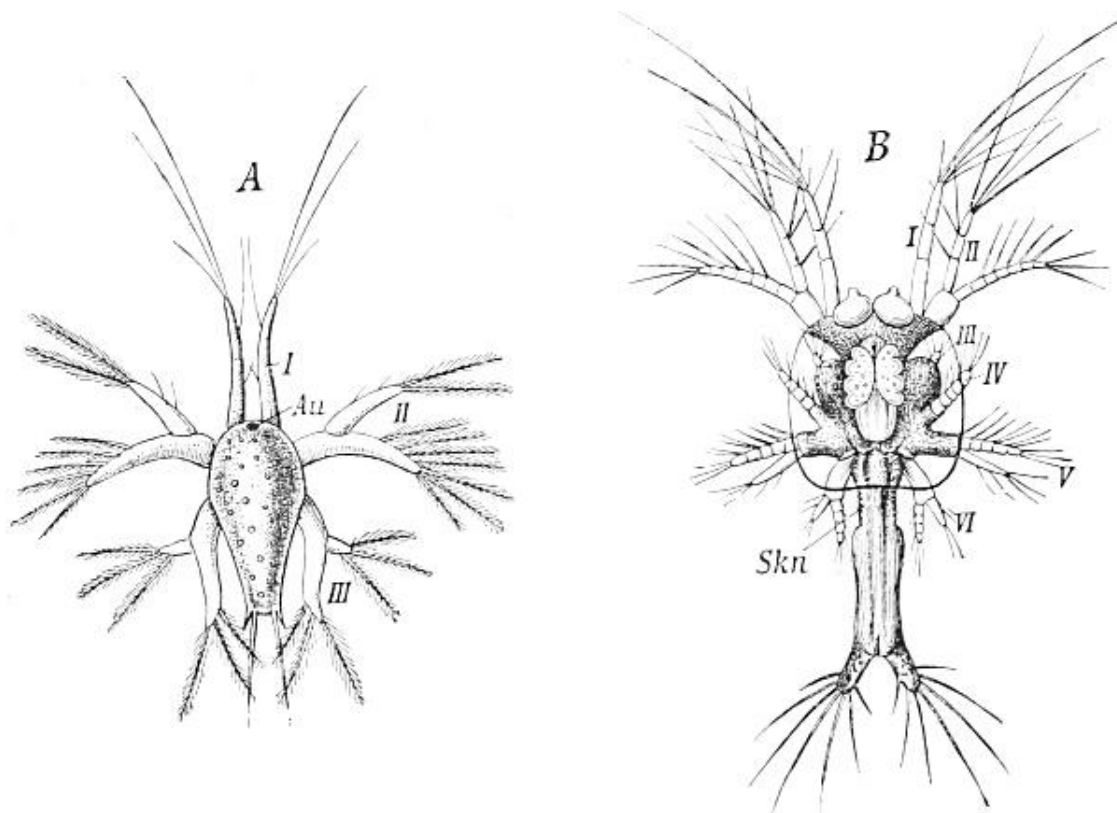


Рис. 109. Метаморфоза одного из высших ракообразных, креветки (*Peneus potimirim*), по имени Фриц Мюллер. А, личинка науплиуса с тремя парами придатков: I - усики; II и III - плавательные ножки бирамы. Ау, единственный глаз. В, первая стадия Зоэа, с шестью парами придатков (I-VI). Skn, область, где формируются новые сегменты.

То, что развитие в целом шло по этим направлениям, становится ясным главным образом из того факта, что представители всех этих различных отрядов ракообразных все еще происходят от личинок nauplius, даже в тех случаях, когда совершенное животное обладает строением, сильно отличающимся от обычной формы ракообразных. Все ракообразные происходят от формы науплиуса, даже от высших отрядов, хотя они могут и не происходить от личинки науплиуса. Но само это обстоятельство, что у большинства высших и многих низших ракообразных молодое животное, когда оно выходит из яйца, уже обладает более многочисленными сегментами и конечностями, чем личинка науплиуса, снова указывает на связь между филогенией и онтогенезом, поскольку в этих случаях стадия науплиуса *проходит внутри яйцеклетки*. Вся разница между этой и рассмотренными нами первыми формами заключается в том факте, что у последней развитие значительно сокращено, можно сказать, уплотнено, так что стадия науплиуса составляет часть *эмбрионального* развития, и что у эмбрионального науплиуса внутри яйца развиваются новые сегменты и конечности, так что молодое животное выходит из яйца в более продвинутом состоянии, более близком к совершенному животному, которого оно, следовательно, может достичь за более короткое время.

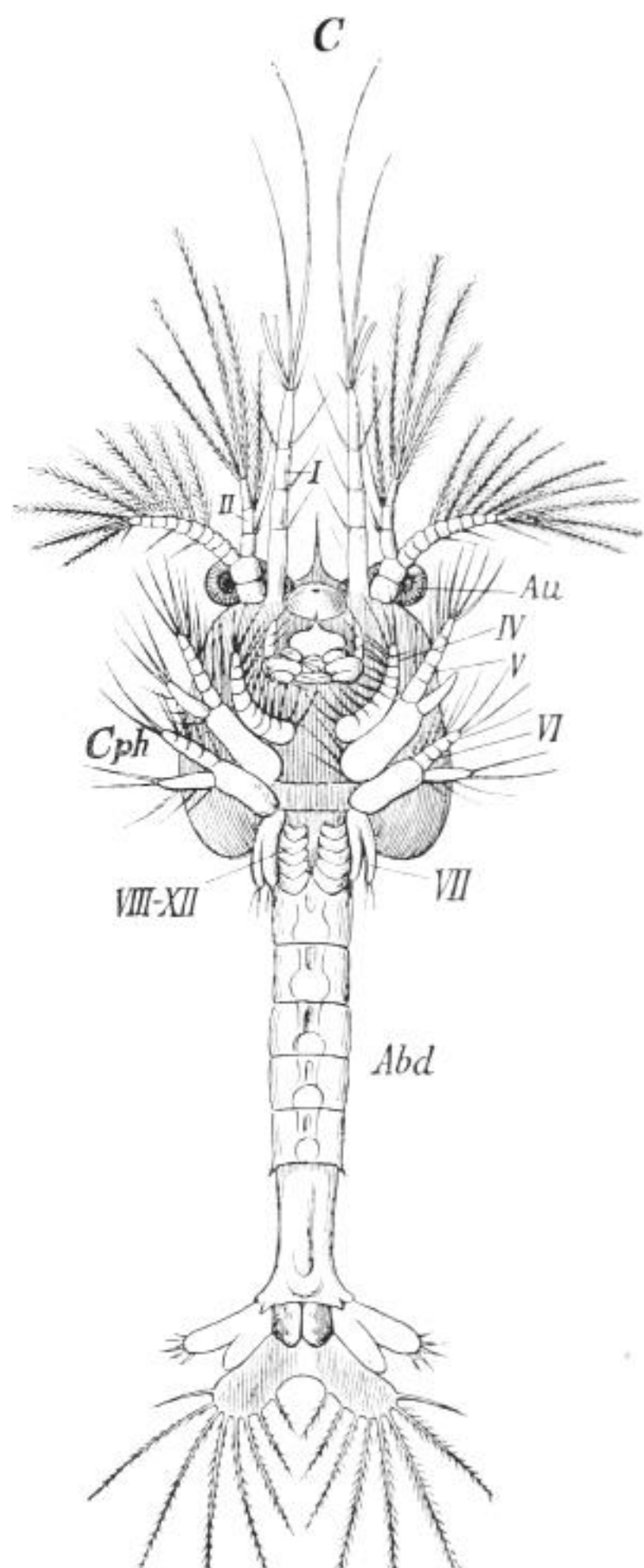


Рис. 109. С, вторая стадия Зоэа. Грудная клетка теперь разделена на головогрудь (*Cph*) и брюшную полость (*Abd*); развито семь пар придатков, и начинают появляться еще пять (*VIII-XII*). *Au*, парные глаза.

Мы должны ожидать, что это сокращение личиночного периода будет связано с продлением эмбриогенеза, особенно у тех ракообразных, которые обладают большим количеством сегментов и конечностей, то есть у высших форм, и в основном это так. Но есть исключения в двух направлениях; во-первых, даже среди низших ракообразных есть такие, которые выходят из яйца не в виде науплиуса, а в совершенной форме взрослой особи, и, во-вторых, среди высших ракообразных есть определенные виды, которые выходят из яйца не в более зрелой форме, а все еще в примитивной форме науплиуса. Фриц Мюллер был первым, кто привел пример этого последнего случая - бразильскую креветку, *Peneus potimirim*. Подобно низшим веслоногим или жаброногим, этот вид, относящийся к высшему отряду ракообразных, проходит весь длительный путь развития, от науплиуса через ряд высших личиночных форм до совершенного животного, и все это *вне яйца*, как независимая свободно плавающая личинка (рис. 109, A-E). Это резко контрастирует с его ближайшим родственником, пресноводным раком, который проходит через все это развитие внутри яйца и выходит совершенно сформированным.

Из этого примера мы видим, что не какая-то внутренняя необходимость, таким образом, в более высоком и сложном организме сокращает онтогенез до эмбрионального состояния, но что это зависит от внешних адаптивных факторов. Здесь снова мы имеем дело с адаптацией, главным образом к условиям личиночной жизни. Уничтожение личинок врагами, например, будет, при прочих равных условиях, тем более резким, чем дольше длится личиночное развитие, но в этом случае общее соотношение истребления видов и степень плодовитости, которой должен обладать вид, чтобы выстоять в борьбе за существование, также будут играть роль в определении способа развития. Ибо чем выше коэффициент элиминации, тем больше яиц должна произвести самка, и чем больше яиц должно быть произведено, тем меньшим будет количество питательного материала для формирования молодого эмбриона, которым может быть снабжено каждое яйцо. Я не знаю никаких записей о яйцах той бразильской креветки, эмбриональное развитие которой заканчивается стадией науплиуса, но мы, конечно, не ошибемся, предсказав, что икринки в этом случае будут очень маленькими и очень многочисленными, в отличие от икринок пресноводных раков, которые крупные и, по сравнению с другими известными нам, не очень многочисленные.

История жизни этих ракообразных раскрывает неоспоримое теоретическое значение того факта, что эмбриогенез не уплотняется в соответствии со скрытыми внутренними законами, когда структура усложняется, но что уплотнение стадий онтогенеза зависит от адаптации и может быть совершенно иным у почти родственных видов. Это еще раз показывает нам, что во всех биологических явлениях доминирует процесс отбора.

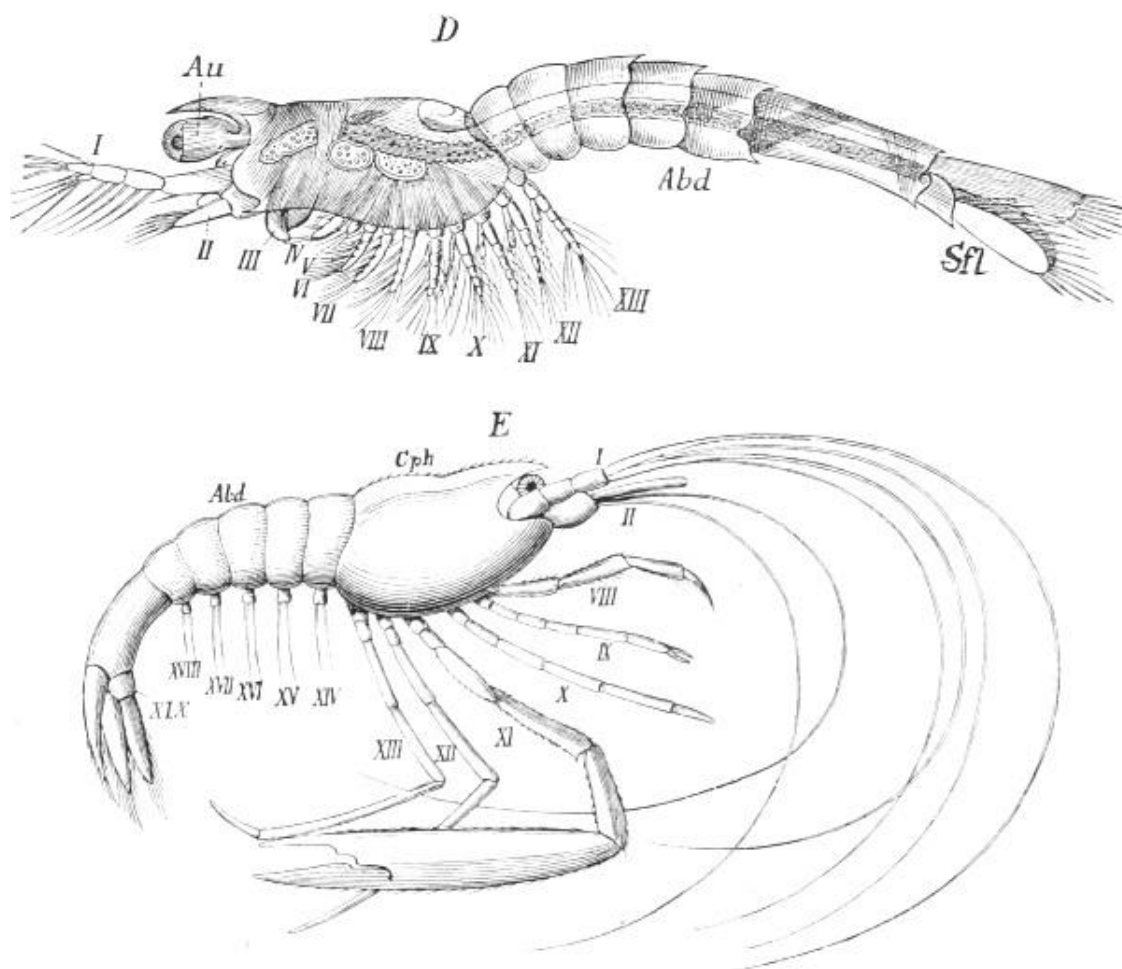


Рис. 109. *D*, стадия мизиса. В настоящее время сформировано тринадцать пар придатков: *I* и *II* - антенны; *III* - мандибулы; *IV* и *V* - верхние челюсти; *VI*-*XIII* - плавательные придатки с одной или двумя ветвями. *Abd*, abdomen. *Sfl*, хвостовой плавник. *E*- полностью сформировавшаяся креветка с тринадцатью парами придатков на головогрудь (*Cph*); *I* и *II*- две пары усиков; затем следуют верхние челюсти и верхнечелюстные ножки (*III*-*VIII*), последняя из которых видна на рисунке, и пять пар ходячих ног (*IX*-*XIII*), из которых третья несет длинную челу. На брюшке теперь имеется шесть пар придатков (*XIV*-*XIX*).

Я уже упоминал, что исключения из обычного способа развития встречаются даже среди низших ракообразных, и в то время я думал о дафнидах, которые выходят из яйца полностью сформировавшимися маленькими животными, уже оснащенными всеми своими сегментами и конечностями. Стадия науплиуса проходит в яйце, и это интересный признак того, что предки современных видов были на пути линьки, что этот эмбрион науплиуса линяет внутри яйца, образуя тонкую кутикулу, которая через некоторое время сбрасывается. Если спросят, почему у этих маленьких и не очень сложных водяных блох должно происходить непосредственное развитие, в то время как у родственных видов, жаброногих, которые гораздо богаче сегментами и конечностями, должны появляться из яйца в форме науплиуса, а затем проходить более длительный личиночный период, мы можем ответить, что причина, вероятно, заключается в том факте, что в первом случае образуется очень мало яиц, иногда только одно, часто два, редко более дюжины, что эти яйца, таким образом, могут быть относительно хорошо снабжены желтком и что формирование желточной оболочки происходит быстрее. маленькое тельце,

несущее всего от семи до девяти пар конечностей, может быть легко сформировано внутри этого яйца. При прочих равных условиях прямое развитие всегда было бы преимуществом, потому что размножение может начаться раньше у молодого поколения, и, таким образом, число особей будет увеличиваться быстрее. И это особенно важно в случае с водяными блохами.

Но если далее спросят, почему в этом случае образуется так мало яиц и нет ли у этих животных врагов, мы должны ответить, что, напротив, на них охотятся и поедают их тысячами рыбы и другие пресноводные животные, но что недостаток скудного производства яиц компенсируется, с одной стороны, их привычкой размножаться партеногенетическим путем большую часть года, а с другой стороны, их привычкой прятать яйца в специальной выводковой камере. Это относится не только к летним яйцам, которым питание доставляется в выводковую камеру из крови матери (рис. 70), но и к зимним, или "долговечным", яйцам, которые получают внутри камеры защитное покрытие (скорлупу или эфиппий).

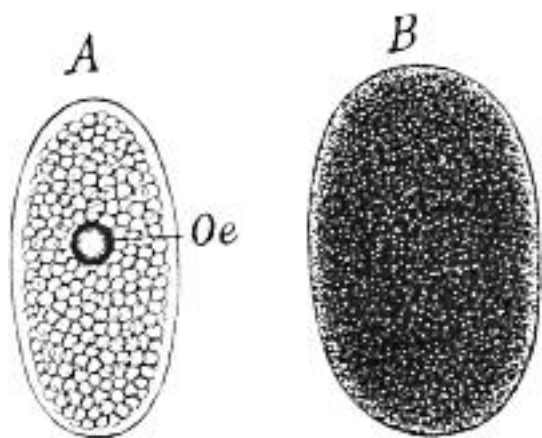


Рис. 70 (повторяется). Дафнелла. А, летняя яйцеклетка с маслянистым шариком (Oe). В, зимняя яйцеклетка.

Почти у всех дафний зимнее яйцо развивается в совершенное животное, точно такое же, как то, которое дает начало летнему яйцу, хотя оно больше не получает никакого питания после того, как попадает в выводковую камеру. Но за счет этого оно получает большее количество желтка, так что питательных веществ в яйце достаточно для развития идеального животного. Из этого есть только одно исключение, и оно представляет особый теоретический интерес, поскольку яснее, чем любой другой факт, показывает, что большая или меньшая степень уплотнения в онтогенезе зависит от совокупного воздействия внешних условий жизни. Самая крупная из дафний, *Leptodora hyalina*, удивительно прозрачная обитательница наших озер, достигающая около сантиметра в длину (рис. 110), также появляется из летнего яйца совершенным животным, но из зимнего яйца, которое свободно плавает в воде и имеет лишь небольшое количество желтка, появляется науплиус, который затем претерпевает личиночную метаморфозу, прежде чем становится совершенным животным (рис. 111).

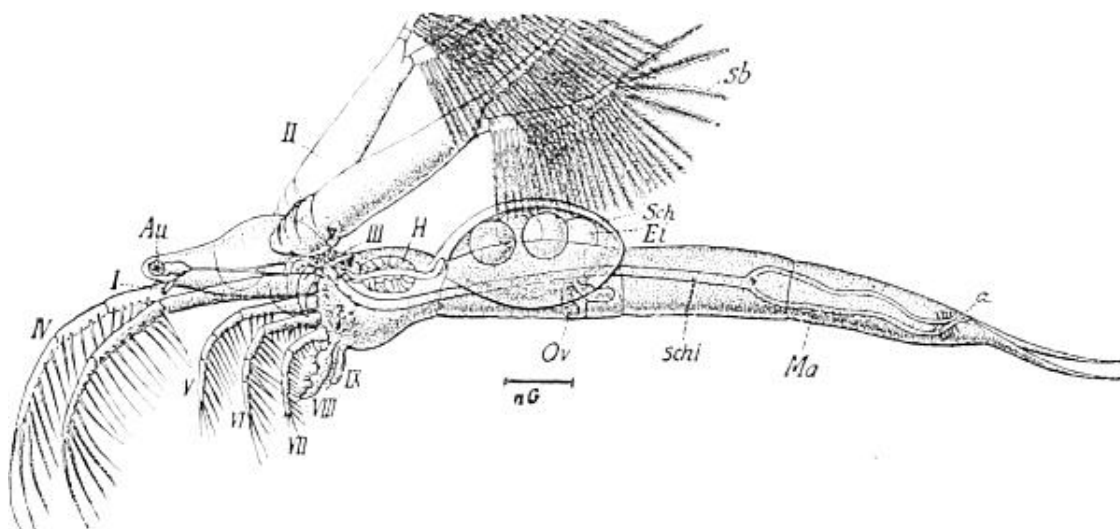


Рис. 110. Самая крупная из дафний (*Leptodora hyalina*), с летними яйцеклетками (Ei) под раковиной (Sch). I-IX, придатки. II, весла (вторые усики), которые у дафний всегда остаются изогнутыми. sb, сетчатый. ov, завязи. Schl, oesophagus. Ma- желудок. a- задний проход. H - сердце. Au- глаз. nG- натуральный размер.

Фриц Мюллер заключил из повторения формы науплиуса у всех отрядов ракообразных, что примитивной формой ракообразных, должно быть, был науплиус, и что от него все современные ракообразные, должно быть, эволюционировали филетически путем добавления сегментов, различающихся по количеству и дифференцировке. Однако сейчас возникает сомнение в том, существовали ли когда-либо науплиоидные типы, способные к размножению. Но даже если науплии только *представляют собой личиночные* формы с очень ранних времен, они одинаково важны для иллюстрации отношений между онтогенезом и филогенезом; они, во всяком случае, представляют примитивную докембрийскую личиночную форму, от которой произошли все современные ракообразные. Это подтверждается не только фактами, на которые мы уже ссылались, но и теми группами ракообразных, которые далеко отошли от обычного образа жизни и типа ракообразных.

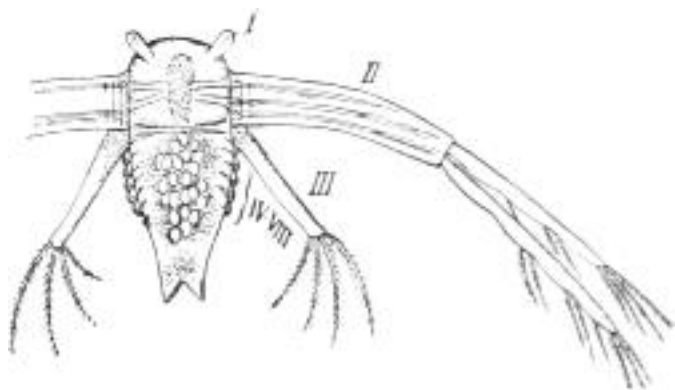


Рис. 111. Личинка науплиуса из зимнего яйца *Leptodora hyalina*; после Sars.

Таким образом, сидячие циррипеды с их раковинами, похожими на раковины моллюсков, мягкими несегментированными телами, дегенеративными головами и двенадцатью вибрирующими конечностями, доставляющими пищу, появляются из яйца в виде личинок науплиусов. Но замечательные паразиты береговых крабов и рак-отшельник гораздо дальше

отличаются от типа остальных ракообразных, поскольку они свисают подобно мешку или бесформенной мягкой массе, похожей на сосиску, к брюшку своего хозяина, вращая в него тонкими, бледными, похожими на корни нитями, через которые они всасывают кровь своих хозяев (рис. 112, *C. Sacc.*). У них нет ни головы, ни грудной клетки, ни брюшка, ни даже признаков сегментации, ни конечностей какого-либо вида, ни антенн, ни ротовой части, ни плавательных конечностей. Тем не менее, они являются ракообразными; более того, мы можем с уверенностью сказать, что они принадлежат к отряду усконогих, поскольку они выходят из яйца в виде личинки науплиуса (А) с "рогами" на панцире, которых нет ни у каких других форм, кроме них самих и усконогих. То, что они того же происхождения, что и эти, доказывается и их дальнейшим развитием, ибо науплиус сначала вырастает, как и в случае с собственно циррипидами, в "кипрскую личинку" (В), названную так потому, что она имеет определенное сходство с остракодами рода *Cypris*, и только с этого момента пути их развития расходятся. Похожая на кипариса личинка настоящих цирриноподобных оседает где-нибудь, прикрепляясь своими усиками; она растет, и ее тело становится телом совершенной цирриноподобной личинки; но похожая на киприоподобного.... Личинка саккулины прокладывает себе путь внутрь краба или рака-отшельника, в то же время теряя конечности, сегментацию и хитиновый покров; и в теле своего хозяина она превращается в мешковидный организм, который мы уже описали. Через некоторое время он снова появляется на поверхности и остается прикрепленным к брюшной полости своего хозяина (рис. 112, *C. Sacc.*), питаясь кровью, которую он всасывает с помощью своих многочисленных тонких корешков (W, W).

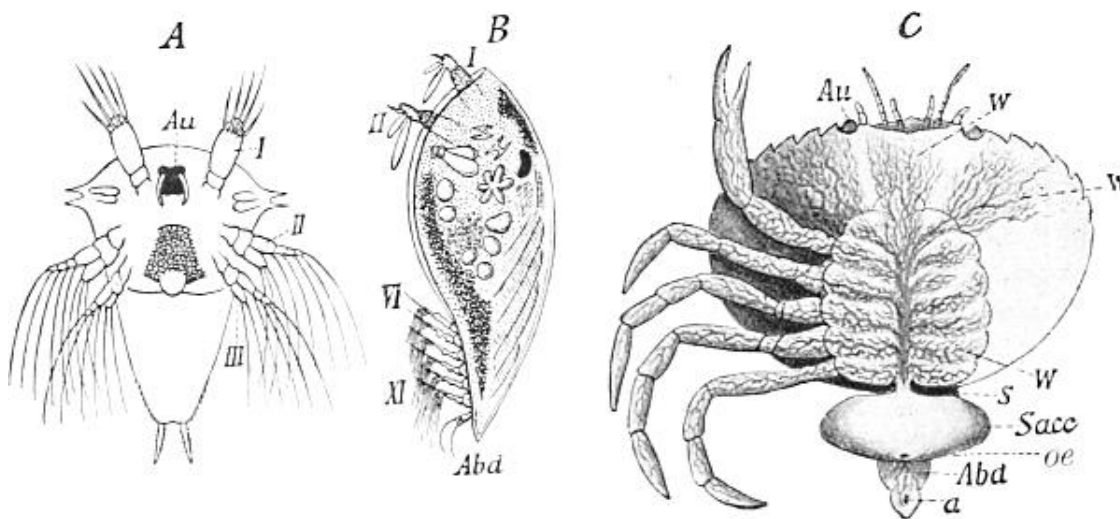


Рис. 112. Развитие паразитического ракообразного *Sacculina carcini* после деляги. А, стадия науплиуса. Au, глаз. I, II, III - три пары придатков. В, кипрская стадия. VI-XI, плавательные придатки. С, половозрелое животное (*Sacc*), прикрепленное к своему хозяину, береговому крабу (*Carcinus maenas*), с войлоком из тонких корневых отростков, обволакивающих внутренности краба. s, стебель. *Sacc*, тело паразита. oe, отверстие выводковой полости. Abd, брюшко краба с анусом (a).

Из всего этого мы можем заключить, что некоторые циррипеды в давние времена переняли паразитический образ жизни на стадии кипри-личинки и что они постепенно приспосабливались к этому образу жизни, и что это шло все дальше и дальше, пока животное не превратилось в единственное существо, которое мы сейчас видим в половозрелой форме.

То же самое относится и к многочисленным рыбам-паразитам отряда веслоногих. Все они выходят из яйца в виде личинок науплиусов, как бы сильно они ни видоизменялись впоследствии в результате приспособления к паразитическому образу жизни, и у них мы все еще можем наблюдать, у вполне развитых животных, целый ряд степеней трансформации. Таким образом, многие роды, такие, как *Ergasilus*, отличаются от свободно плавающих веслоногих моллюсков только тем, что их челюсти превратились в органы прокалывания и сосания, а единственная пара усиков - в крючки, посредством которых они прикрепляются к рыбе, которой питаются. У других родов дегенерация и модификация идут дальше; усики, глаз и придатки дегенерируют более или менее, и иногда развиваются очень замечательные прикрепляющие органы в форме крючков, или шишковатых клешней, или настоящих присосок. У некоторых видов дегенерация и модификация заходят так далеко, что сегментация тела исчезает, и животное больше похоже на кишечного червя, чем на ракообразное (*Lernæocera* и другие). Во всех этих формах, приспособленных к паразитическому образу жизни, всегда таким образом трансформировалось только половозрелое животное, поскольку ранее оно прошло ряд стадий, весьма сходных с стадиями свободноплавающих веслоногих моллюсков, начиная с науплиуса и заканчивая так называемой стадией циклопа, то есть личиночной формой, обладающей усиками, глазами и плавательными ногами, подобными нашим пресноводным веслоногим моллюскам рода *Cyclops*.

Здесь мы снова видим в онтогенезе повторение ряда филетических стадий, прежде чем принять зрелую форму. Почему эти стадии должны были сохраняться, достаточно легко понять, ибо как могло животное, появившееся из яйца в виде червеобразной *лернейоцеры*, найти свежую рыбу, которая послужила бы ему хозяином? Однако эти паразиты никак не могли продолжать охотиться на одну и ту же рыбу поколение за поколением. Следовательно, для обеспечения существования вида было необходимо, чтобы способность к плаванию сохранялась по крайней мере на молодых стадиях; другими словами, чтобы предковые стадии свободного плавания сохранялись в онтогенезе. Следовательно, во всех этих случаях не подлежит сомнению, что зародышевая история повторяет серию стадий, сравнимых с таковыми в истории расы, хотя и не совсем неизменных, но адаптированных к современным условиям жизни, например, с более короткими антеннами, меньшими глазами и четырьмя плавательными ногами вместо обычных пяти. Поиски хозяина, по-видимому, длятся недолго, поскольку рыбы обычно встречаются в большом количестве вместе, и, таким образом, молодому паразитическому ракообразному не требуется совершать долгого путешествия, прежде чем оно найдет убежище.

Примечательно, что самцы паразитических ракообразных не только намного меньше самок (рис. 113), но и гораздо менее модифицированы и в гораздо большей степени напоминают предковых свободноплавающих веслоногих ракообразных. Обычно у них маленькие, но хорошо развитые плавательные ножки, и с их помощью они отыскивают самку, умирая после того, как происходит оплодотворение. Таким образом, они вовсе не являются сидячими паразитами, и поэтому им приходится проходить стадии свободноплавающих веслоногих ракообразных гораздо полнее, чем самкам, задача которых состоит в том, чтобы накапливать внутри себя из крови рыбы как можно больше материала для формирования икринок и производить их как можно большее количество. Таким образом, эти рачки значительно превосходят свободноплавающих веслоногих моллюсков по плодовитости, о чем свидетельствуют огромные яйцеклеточные мешки, которые они вынашивают на заднем конце тела (рис. 113, *ei*).

Даже у высших ракообразных, так называемых Malacostraca, зародышевая история нередко демонстрирует более или менее отчетливое повторение расовой истории.

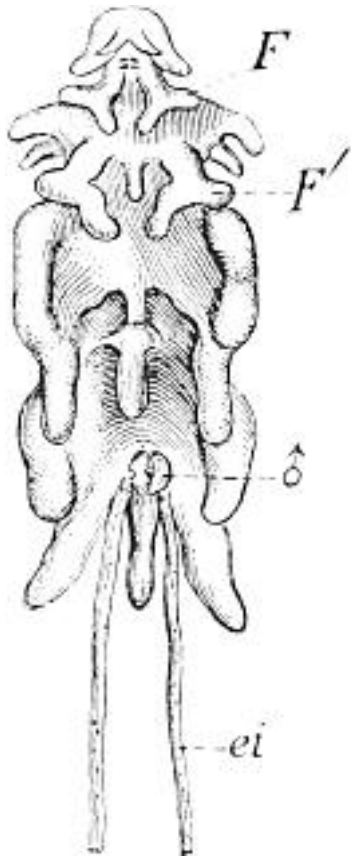


Рис. 113. Два пола паразитического ракообразного *Chondracanthus gibbosus*, увеличенные примерно в шесть раз; после Клауса. Основная фигура - самка, на теле которой имеются причудливые тупые отростки. У ее генитального отверстия (♂) расположен карликовый самец. *F* и *F'*, две пары придатков. *ei*, длинные яичные мешочки, части которых отрезаны на рисунке.

Однако, как мы уже показали, верно, что лишь немногие высшие ракообразные выходят из яйца в форме науплиуса; у большинства из них эта стадия была перенесена в обратном направлении в онтогенезе, и большинство крабов-отшельников выходят из яйца в более высокой личиночной форме, в форме так называемой зои (рис. 114). Этот термин применяется к личинке, у которой уже есть два основных отдела тела: голова и грудная клетка (cephalothorax, *Cph*) и брюшко (*abd*). Головогрудь часто снабжена замечательными длинными шипами (*st*), и она всегда несет от пяти до восьми пар конечностей, спереди расположены антенны (*I* и *II*), затем нижние челюсти (*III*), далее задние плавательные конечности (*IV*, *V*), а за ними можно распознать зачатки других ног (*VI-XIII*), которые позже будут свободно отрастать. Большие фасеточные глаза на стебельках (*Au*) расположены на голове. Эта зоеа-форма в настоящее время не встречается как зрелая форма ракообразных, поэтому мы не можем утверждать с какой-либо уверенностью, что она жила как зрелое животное в более ранний период истории земли, но вторая, еще более сложная личиночная форма высших ракообразных сохранилась для нас в группе морских ракообразных, шизопод. Это ракообразные, которые, хотя и малы, по внешнему виду приближаются к нашим пресноводным ракам, только вместо десяти ходячих ног у них много плавательных, с помощью которых они свободно передвигаются в воде. Число этих разветвленных ножек даже больше

десяти, их шестнадцать (рис. 109, D, p. 164, VI-XIII,,). В аквариумах Зоологической станции Неаполя часто можно увидеть этих изящных маленьких созданий, плавающих большими компаниями. Здесь они представляют для нас интерес главным образом потому, что их структура возникает в онтогенезе высших ракообразных, десятиногих моллюсков; то есть, филетическая стадия, представленная шизоподами, проявляется как онтогенетическая стадия, непосредственно перед окончательным превращением личинки в совершенное животное. Это имеет место у большинства морских десятиногих, у тех форм, которые не проходят весь путь своего развития внутри яйца, а появляются как личинки зоеи или даже, как у *Peneus potimirim*, как науплии. У последнего названного вида (рис. 109) онтогенез включает по крайней мере три стадии, которые должны были существовать, возможно, не как зрелые формы, а как примитивные личиночные формы, в течение немыслимых веков - стадия науплюса (рис. 109 A), стадия зоеи (рис. 109 B and C), and that of the Schizopod (Fig. 109, D) возникает полностью развитое десятиногое ракообразное (рис. 109, E).

Следовательно, мы вправе утверждать, что здесь расовая эволюция повторяется в индивидуальном развитии, хотя и сгущается и сокращается пропорционально тому, как внутри яйца проходят более многочисленные стадии филетического развития, ибо там различные стадии могут сменять друг друга быстрее и непосредственнее, чем при метаморфозе свободно плавающих личинок, поскольку они должны добывать свой собственный материал для своего дальнейшего роста и своей метаморфозы, в то время как желток яйца обеспечивает запас материала, достаточный для образования целого ряда последовательных стадий.

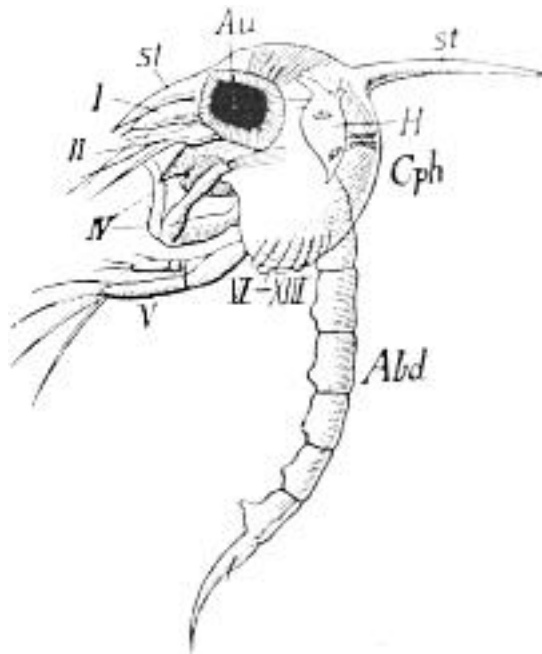


Рис. 114. Zoëa-личинка краба, по имени R. Hertwig. I-V, уже функционирующие передние придатки - антенны, мандибулы и плавательные ножки. VI-XIII, зачатки задних придатков головогруды (Cph). Abd, брюшная полость. st, остистая часть панциря. Au, глаз. H, сердце.

По этой причине неизбежно приводило к тому, что резко очерченные признаки филетических стадий все больше и больше терялись по мере их перехода от личиночных стадий к стадиям эмбриогенеза. Ибо, во-первых, эти резко очерченные признаки, такие как шипы личинки зоеи, или плавательные щетинки "весел", или форма грудной клетки или брюшка, характерные для

определенных видов, приспособлены к свободной жизни и не имели бы ценности на эмбриональной стадии; и, во-вторых, при переходе от стадий свободной личинки к эмбриональному развитию должны были стремиться к максимально возможному уплотнению и сокращению стадий, что могло произойти только путем постоянного взаимного приспособления эмбриональных частей друг к другу, включая подавление всеголишнего. В противном случае перенос свободных стадий на эмбриогенез не принес бы никакой пользы, а скорее привел бы к самому пагубному затягиванию развития.

Следовательно, мы не должны ожидать, что стадии филогенеза будут происходить неизменными в каждом онтогенезе, подобно тому, как мы обнаружили стадии науплиуса, зоеи или мизиса в личиночном развитии десятиногих. Я уже заметил, что у водяных блох (*Daphnidae*) и других ракообразных без метаморфоз стадия науплиуса все еще проходит, но уже внутри яйца и в виде эмбриональной стадии, и это совершенно верно, но, тем не менее, вряд ли стоит освобождать такого науплиуса от панциря и помещать его в воду, поскольку воздействие воды на нежные эмбриональные клетки его тела вскоре вызвало бы его разбухание и привело бы к его полному разрушению. И даже помимо этого, у него нет твердого и стойкого хитинового покрова, нет полностью развитых придатков, а есть только похожие на обрубки тупые зачатки этих органов без плавательных щетинок и без мышц, способных функционировать, так что он не может даже двигаться. Тем не менее, это науплиус со всеми его типичными отличительными признаками, только это не совершенный науплиус, способный к жизни, а скорее его "схема", которая должна сохраняться в эмбриогенезе, чтобы она могла дать начало более поздним стадиям.

Должны ли мы поэтому сказать, что утверждение о том, что филогения повторяется в онтогенезе, неверно, что стадия науплиуса внутри эмбриона вообще не является истинным науплиусом? Это привело бы к превышению разумных пределов точности и затуманило бы наше понимание причинной связи между филогенезом и онтогенезом, которая, как мы видели, несомненно существует.

Через несколько лет после появления работы Фрица Мюллера *О Дарвине* Геккель развил идею Мюллера и применил ее гораздо более всеобъемлющим образом. Он сформулировал это под названием "фундаментальный биогенетический закон", а затем использовал этот "закон", чтобы вывести из онтогенеза животных, и более конкретно Человека, пути эволюции, по которым прошли наши современные виды в ходе истории земли. При этом была необходима величайшая осторожность, поскольку онтогенез — это не фактическое неизменное повторение филогенеза, а "сокращенное" и в большинстве случаев — по моему собственному убеждению, во всех случаях — *сильно измененное повторение*. Следовательно, мы не можем просто принимать каждую онтогенетическую стадию за предковую, но должны принимать во внимание все факты, предоставленные нам другими разделами биологических исследований, которые помогают в решении подобных вопросов, особенно те, которые выявляются сравнительной морфологией и всем спектром сравнительной эмбриологии.

Геккель был достаточно хорошо осведомлен об этой трудности и неоднократно подчеркивал ее, подчеркивая тот факт, что "размывание" филетических стадий развития возникло из-за сокращения филогении в онтогенезе и ее "фальсификации" из-за вторичной адаптации отдельных онтогенетических стадий к новым условиям жизни. Поэтому он различал "палингенез", то есть простое, хотя и сокращенное повторение истории предков, и "Кеногенез",

то есть модификацию расовой истории путем более поздней адаптации нескольких или многих этапов к новым условиям жизни. В качестве примера генетической модификации я могу привести куколки бабочек. Поскольку они не могут ни питаться, ни перемещаться с места на место, они никогда не могли быть зрелыми формами и, следовательно, не могут представлять независимых предков наших современных чешуекрылых; они возникли из-за постоянно увеличивающейся разницы между строением гусеницы и мотылька или бабочки. Первоначально, то есть среди древнейших летающих насекомых, половозрелое животное могло постепенно подготавливаться внутри личинки по мере ее роста, так что в конце концов не требовалось ничего, кроме одной линьки, чтобы освободить крылья, которые тем временем росли под кожей, и позволить появиться совершенному насекомому, завершённому во всех своих частях. Так обстоит дело даже сейчас с кузнечиками и сверчками. У этих форм личиночный образ жизни очень мало отличается, если вообще отличается, от образа жизни совершенного насекомого, и главное различие между ними заключается в отсутствии крыльев у личинки. Но когда совершенное насекомое приспособилось к условиям жизни, совершенно отличным от личиночных, как это было в случае с пчелами, высасывающими нектар, и бабочками, полностью приспособленными к полету, в то время как личинки все еще были приспособлены исключительно к обильному питанию листьями и другими частями растений и к очень малоподвижному образу жизни на растениях, две стадии развития в конечном счете настолько сильно разошлись по структуре, что переход от одной к другой уже не мог быть осуществлен за одну линьку, и период покоя пришлось чередовать, чтобы могла произойти трансформация тела. Таким образом, возникла стадия покоящейся и голодающей куколки, "хроногенетическая" модификация последней личиночной стадии, *не повторение предковой формы*, но стадия, которая была интерполирована, или, лучше сказать, "сама интерполировалась" в онтогенез из-за совершенно различных адаптаций ранней и заключительной стадий.

Это совершенно ясная идея, и проведенное Геккелем различие между палингенезом и когенезисом, несомненно, оправдано.

Но совсем другое дело - иметь возможность решить, возникла ли конкретная стадия или орган палингенетически или кеногенетически, с такой же уверенностью, как в случае с куколкой насекомого, или даже с какой-либо степенью вероятности, и мы должны признать, что в очень многих случаях, возможно, даже в большинстве случаев, это невозможно. Это происходит главным образом потому, что чистый палингенез сейчас вряд ли возможен; предковые стадии в любом случае должны были быть изменены, если бы они были втиснуты в постоянно укорачивающийся онтогенез более поздних потомков, и особенно если бы они были перенесены обратно в эмбриогенез. В последнем случае они были бы не только существенно укорочены и, как я уже показал, модифицированы за счет взаимной адаптации различных развивающихся частей, но и потребовались бы временные перемещения эмбриональных частей и органов, что было очень ясно доказано превосходными недавними исследованиями, которыми мы обязаны, в частности, Оппелю, Менерту и Кейбелю. Происходит перемещение отдельных органов вперед или назад, обусловленное, по-видимому, уменьшением или увеличением важности органа в законченном состоянии; ибо в ходе филогенеза все может изменяться, и не только может быть добавлена новая, несколько измененная и часто более сложная стадия в конце онтогенеза, но и каждая из предыдущих стадий может изменяться независимо, когда этого требует изменение ее отношений к другим стадиям или органам. Адаптация осуществляется на каждой стадии и для каждой части посредством процесса

отбора, поскольку все части одного и того же ранга непрерывно борются друг с другом, начиная с низших жизненных единиц, биофоров, и заканчивая высшими, личностями. Если мы подумаем о том, что в ходе филогенеза каждой серии видов ряд органов всегда становится излишним и, следовательно, начинает исчезать, мы сможем понять, какие большие изменения должны происходить постепенно, поскольку такая серия филетических стадий сжимается в онтогенезе, поскольку все органы, которые больше не используются, постепенно отодвигаются все дальше и дальше назад в онтогенезе, пока в конечном итоге они не исчезнут из него совсем. Но, в то время как первичные составляющие этих "пережитков" играют свою роль в онтогенезе в течение все более короткого времени, новые приобретения развиваются все более и более высоко, и, таким образом, в ходе филогенеза должны происходить многочисленные временные перемещения частей и органов в онтогенезе, так что в конечном итоге невозможно сравнить конкретную стадию эмбриогенеза вида с конкретной предковой формой. *Таким образом, можно сравнивать и проводить параллели только между стадиями развития отдельных органов.*

Но мы не должны на этом основании "опорожнять ребенка вместе с ванной" и делать вывод, что не существует такой вещи, как "биогенетический закон" или повторение филогенеза в онтогенезе. Такое повторение не только существует, но — как уже сказали Ф. Мюллер и Геккель — онтогенез есть не что иное, как повторение филогенеза, только с бесчисленными вычитаниями и интерполяциями, дополнениями и перемещениями стадий развития органов как во времени, так и в месте. Было бы большой ошибкой заключать из факта этих многочисленных изменений, что все предположение о повторении филогенеза в онтогенезе ошибочно или, по крайней мере, не имеет ценности. Если бы его единственное применение заключалось в том, чтобы дать нам возможность прочесть расовую историю вида из его зародышевой истории, это было бы достаточно понятно, чтобы мы могли в отчаянии отказаться от него, но я думаю, что главное - это получить некоторое представление об истории онтогенеза, и не может быть никаких сомнений в том, что это не могло быть построено ни на каком другом фундаменте, кроме расовой истории. Новое могло возникнуть только из того, что уже существовало, и все в онтогенезе, не только палингенетические стадии, которые все еще представляют в какой-то мере фации полностью сформировавшихся предковых стадий, но также и хроногенетические стадии, такие как стадия куколки, которую мы уже обсуждали, возникли исторически, ничего *de novo*, но все в связи с тем, что уже присутствовало. Но то, что присутствовало первым, во всех случаях было стадиями развития предковых форм.

Несомненно, величайшую ценность представляет возможность все более и более глубоко проникать в эмбриональное развитие и более точно обнаруживать изменения, которые происходили на протяжении всего его хода в первоначально существовавшем материале предковых форм. Но не следует забывать, что, несмотря на все преобразования, столь значительная часть расовой истории все еще очень ясно обозначена в зародышевой истории, что она всегда должна оставаться для нас наиболее важным источником, из которого можно делать выводы относительно филетического развития любой группы животных. Я допускаю, что эти выводы иногда делались со слишком большой уверенностью, но даже если мы не можем считать вполне обоснованным мнение Геккеля о том, что в онтогенезе человека можно выделить четырнадцать различных наследственных стадий: протистную стадию, стадию желудка, прохордатную, акраниальную, циклостомную, рыбную стадию и так далее, мы должны признать, что одноклеточная стадия онтогенеза, с которой даже сейчас начинается развитие каждого человеческого существа, несомненно, повторяет фацию предка, хотя и сильно

измененную; ибо должно быть, мы произошли от одноклеточных организмов. Таким образом, существенная часть этой наследственной стадии сохраняется в онтогенезе, и только то, что является особенным и в какой-то мере обусловлено случайностью, то есть адаптацией к особым условиям существования, было изменено.

Предполагалось, что утверждение о том, что филогенез повторяется в онтогенезе, опровергнуто, поскольку онтогенетическая стадия всегда должна содержать в себе зачатки более поздних стадий, которые были добавлены после соответствующей филогенетической стадии. Несомненно, что яйцеклетка или сперматозоид Человека содержит, хотя и в непознаваемой нами форме, все детерминанты совершенного человеческого тела, но это не влияет ни на его природу как клетки, ни на его конкретную форму как яйцеклетки или сперматозоида. В этом сравнении важны предметы первой необходимости, а не аксессуары. Я также не могу согласиться с аргументом Хенсена, когда он говорит, что "идея перепросмотра" ошибочна, потому что фактический ход онтогенеза является "наилучшим и единственно возможным", которому, помимо всей предшествующей истории, необходимо следовать. Конечно, реальный путь является наилучшим и при данных обстоятельствах единственно возможным, но это не исключает перепросмотра, напротив, оно подразумевает его, поскольку онтогенез никогда не мог возникнуть из *tabula rasa*, а только из того, что существовало исторически.

Я не предлагаю рассматривать каждую из предковых стадий Геккеля в родословной человека или оценивать степень вероятности, с которой они могут быть выведены из онтогенеза; но то, что родословная человека в общем виде включает такую серию филетических стадий, можно допустить, даже если мы допустим, что многие из этих стадий теперь больше не представлены в онтогенезе как стадии развивающегося организма в целом, а только стадиями отдельных органов или группы органов. Таким образом, можно оспаривать, существует ли еще рыба стадия в развитии человека, но нельзя оспаривать тот факт, что зачатки "жаберных дуг" и "жаберных щелей", которые характерны для одной стадии онтогенеза человека, дают нам все основания для заключения, что у нас были рыбоподобные предки.

Поскольку мы теперь знаем, что история данного способа эмбриогенеза включала многочисленные перемещения зачатков органов во времени, мы должны придавать еще большее значение истории развития отдельных частей и признаков, в которых филогения часто может быть прочитана более четко, чем в стадиях развития организма в целом, и, вероятно, таким образом мы сможем обнаружить важные законы.

Еще в 1873 году Вюртембергер исследовал ископаемые аммониты, уделяя особое внимание этому вопросу. В то время он был еще больше озабочен поиском доказательств теории происхождения в целом, и это был первый случай, в котором кому-либо удалось продемонстрировать филетическую трансформацию - ряд видов, расположенных один над другим в соответствующем ряду геологических слоев и соединенных переходными формами, лежащими между ними. Изучая этот интересный материал, в его распоряжении было множество примеров, Вюртембергер доказал, что изменения, которые имели место в спирально свернутой раковине с течением веков, появились сначала на последнем завитке, а затем распространились на предыдущий, а оттуда на еще более молодые завитки раковины. Тем временем в последнем завитке нередко появлялся еще один новый персонаж. Так, например, выпуклости на раковине в ходе филогенеза смещались от последнего изгиба к предпоследнему,

а затем к третьему предпоследнему и так далее, в то время как в то же время последний изгиб показал, что выпуклости превратились в шипы. Другими словами, новые филетические приобретения впервые появились у зрелого животного (в последнем сформированном завитке или камере раковины), но впоследствии были перенесены обратно в онтогенезе на более молодые стадии по мере появления новых трансформаций у зрелого животного. Таким образом, происходило, так сказать, втягивание филетических приобретений зрелого животного все глубже и глубже в зародышевую историю вида.

Примерно в то же время — в семидесятых годах — я получил аналогичные результаты на живых видах, когда пытался выяснить онтогенез отметин на внешней коже гусениц некоторых бабочек, и я хотел бы представить краткий отчет о них.

В одной из первых лекций мы обсуждали защитную окраску гусениц в целом и гусениц семейства сфингид в частности. Я показал, что те голые гусеницы, которые живут на растениях среди травы или на самой траве, часто не только зеленые, как свежие стебли травы, или желтовато-серые, как сухие, но и все более крупные формы также имеют светлые, обычно белые, продольные линии, которые, имитируя резкие отражения света на стеблях травы, усиливают защитное сходство.

Мы также говорили о светлых поперечных полосах, часто отмеченных розовым или сиренево-голубым, у многих крупных зеленых гусениц, которые живут на деревьях и кустарниках и сходство которых с листьями усиливается благодаря имитации боковых прожилок листа; и, наконец, мы упомянули предупреждающую окраску, указывающую на неприятный или тошнотворный вкус, к которым следует отнести не только яркие контрасты цвета, но и особо бросающиеся в глаза элементы окраски, такие как светлые кольцевые пятна на темном фоне. Эти различные цветовые схемы, которые защищают гусениц от их врагов, обычно можно обнаружить только у гусеницы-подростка, а не у очень маленькой гусеницы, только что вышедшей из яйца, и развитие отметин в индивидуальной жизни ясно показывает, что филогения отметин более или менее очевидно содержится в онтогенезе.

Существуют три различные схемы маркировки, которые встречаются у гусениц бражников или сфингид - продольная полосатость, косо-поперечная полосатость и пятна. Чистая и несмешанная продольная полосатость в настоящее время встречается только у нескольких видов, например, у гусеницы *Macroglossa stellatarum* (рис. 115), у которой белая продольная линия, начинающаяся на кончике хвоста, проходит по каждой стороне тела к голове в виде "субдорсальной полосы" (*sbd*). Они, вместе с двумя другими похожими полосами, эффективно защищают довольно крупную гусеницу от обнаружения, когда она находится среди травы.

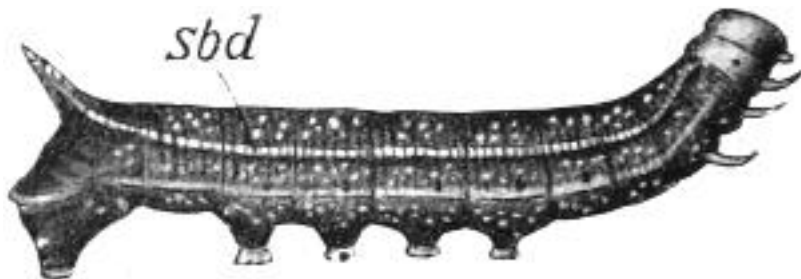


Рис. 115. Гусеница колибри-бражника, *Macroglossa stellatarum. sbd*, субдорсальная линия.

Поперечная полосчатость является единственным способом маркировки у видов, обитающих на кустарниках и деревьях, листья которых имеют сильные боковые прожилки, таких как ивы, тополя, дубы, бирючина, сиринга и т.д., И эти маркировки, связанные с зеленым цветом листьев, наиболее эффективно защищают их от обнаружения.

Третья схема маркировки, а именно пятнами, встречается в различных формах у видов родов *Deilephila* и *Chærocampa*, и она различается по своему биологическому значению; у многих видов пятна служат предупреждающей окраской, делая гусеницу заметной и легко заметной на расстоянии (*Deilephila galii*, рис. 117); у других они имитируют глаза более крупного животного и, как мы уже говорили, производят "устрашающий" эффект (рис. 4). в еще более редких случаях они усиливают сходство гусеницы с ее пищевым растением, имитируя его части, как, например, красные ягоды крушины (*Deilephila hippophaës*, рис. 8, r).



Рис. 3 (повторяется). Взрослая гусеница глазчатого бражника, *Smerinthus ocellatus. sb*, подкорковая полоса.

Таким образом, все три способа маркировки обладают биологической ценностью и каким-то образом защищают мягкое и легкораненое животное, и, в случае по крайней мере двух из них, ясно, что они должны были возникнуть в самом конце развития гусеницы, поскольку они могут быть эффективными только тогда, когда животное приближается к полному размеру, и были бы бесполезны для очень молодой гусеницы. Поперечная полосчатость делает гусеницу похожей на лист только тогда, когда полосы расположены примерно в том же отношении друг к другу, что и на листе, а глазные пятна могут отпугивать ящериц и птиц только тогда, когда они определенного размера. Только продольная полосчатость эффективна в качестве защиты молодых гусениц, при условии, что они живут в траве или на ней (рис. 116).



Рис. 4 (повторяется). Взрослая гусеница слонового бражника, *Chærocampa elpenor*, в "устрашающей позе".

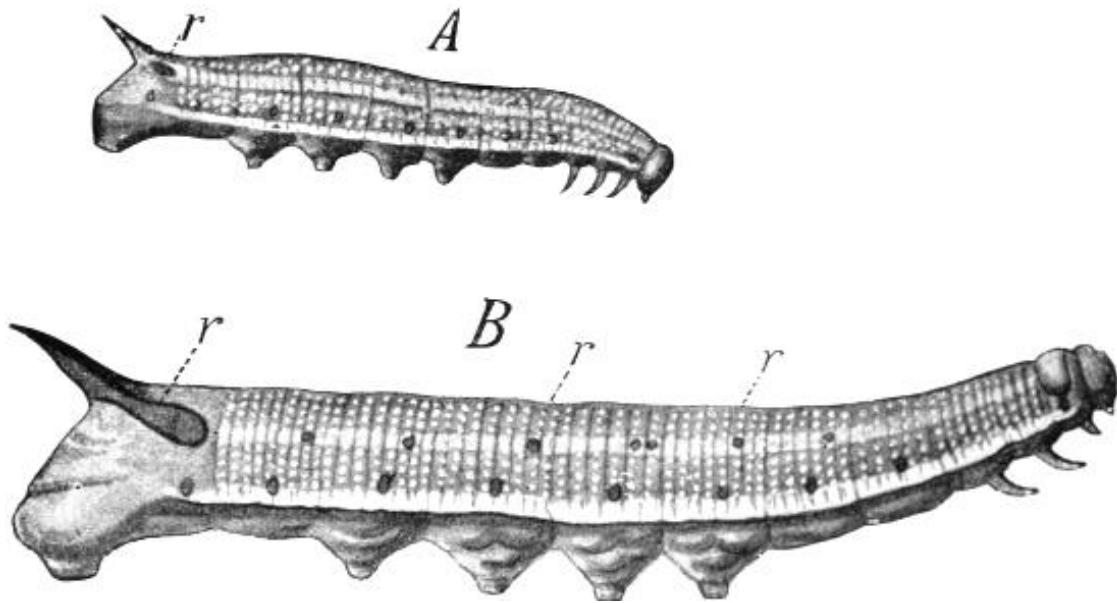


Рис. 8 (повторяется). Гусеницы крушиновидного бражничка, *Deilephila hippophaës*. А, стадия III. В, стадия V. *r*, кольцевые пятна.

Давайте рассмотрим онтогенез этих различных форм отметин, начиная с глазных пятен. По-видимому, они развиваются из подпорзальной полосы, которая появляется у молодой гусеницы на второй стадии ее жизни, и из нее в ходе дальнейшего развития образуются две пары больших глазных пятен. Даже у молодой гусеницы, едва достигающей одного сантиметра в длину (рис. 116), можно заметить, что тонкая белая субдорсальная линия слегка изгибается вверх на четвертом и пятом сегментах (С), а по нижнему краю этих изгибов проходит черная линия (D). Затем она продолжается до верхней стороны (E) и охватывает часть субдорсальной полосы (F и G), и, таким образом, возникает пятно с белым центром и черной рамкой, которое нужно только увеличить и выделить центр черноватой тени, зрачок (G), чтобы создать впечатление большого глаза. Это происходит по мере того, как гусеница продолжает расти, и после четвертой линьки или облысения глаза уже имеют некоторый эффект, поскольку животное достигает шести сантиметров в длину, но на пятой и последней стадии они становятся еще более совершенными. Во время этого развития глазного пятна субдорсальная полоса полностью исчезает с большей части гусеницы, сохраняясь только на первых трех сегментах (рис. 116, B-F).

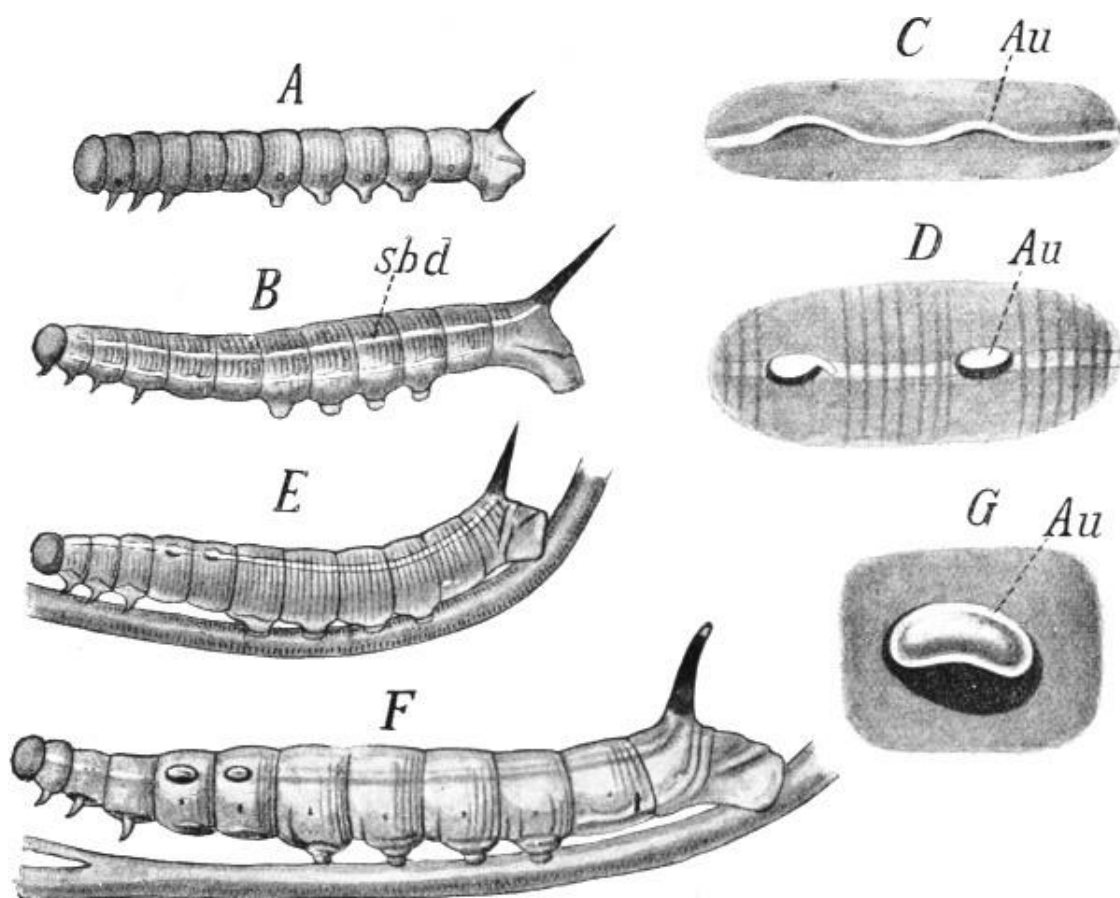


Рис. 116. Развитие глазных пятен у гусеницы слонового бражника (*Chærocampa elpenor*). А, стадия I, по-прежнему без маркировки, просто зеленая. В, стадия II, с подкорковой полосой (*sbd*). С, субдорсальная линия несколько позже, с первым намеком на глазное пятно (*Au*) на сегментах 4 и 5. D, глазные пятна на III стадии гусеницы, развиты несколько дальше, чем на E, третьей стадии. F, стадия IV. G, пятно переднего отдела глаза на той же стадии.

Если учесть, что эта полоска у маленькой гусеницы длиной в сантиметр, обитающей на крупных листьях виноградной лозы или на косоребристом ивняке (*Epilobium hirsutum*), совершенно не имеет защитного значения, то ее появление на той стадии можно рассматривать только как филетическую реминисценцию из-за того факта, что предки этих видов *Chærocampa* обладали продольными полосами во взрослом состоянии, вероятно, потому, что в то время они жили на растениях среди травы, и что позже, когда виды сменили среду обитания на растения с большими листьями, на широких листьях, которые выросли за это время, появились глазные пятна в дополнение к зеленой или коричневой защитной окраске, которую они сохранили. Таким образом, современное развитие этих пятен очень точно отражает их филетическую эволюцию; на двух сегментах из кусочков субдорсальной линии образовались сначала белые пятна, окруженные черным, затем безошибочно узнаваемые глаза со зрачками (C, D, G). Эта трансформация могла начаться только у довольно взрослой гусеницы, потому что от нее не было никакой пользы; но позже она была перенесена еще дальше в онтогенезе, от шестой и пятой к четвертой и третьей стадии гусеницы, не в ее полном развитии, а во все более зарождающейся форме; и в настоящее время первые следы глаз, как мы уже видели, видны в ходе второй стадии. Маркировка более отдаленных предков, продольная полосатость, теперь теряется пропорционально развитию глазных пятен, возможно, потому, что первое лишило бы

последнего полного эффекта. Продольные полосы все еще довольно отчетливо видны на первых трех сегментах, но эти сегменты втянуты внутрь и едва заметны, когда гусеница принимает вызывающую позу (рис. 4).

В случае маркировки кольцевыми пятнами, которая встречается особенно у видов рода *Deilephila*, онтогенез показывает, что она филогенетически развилась из подпорзальной полосы; на молодой стадии этой гусеницы единственной меткой также является продольная полосатость; у *Deilephila zygophylli* из степей Юга России она сохраняется, по-видимому, на всех стадиях, но у других она почти полностью исчезает на более поздних стадиях, но только на тех сегментах, на которых от нее развилась пятнистость. Это происходит способом, подобным тому, при котором возникает глазное пятно у *Chærocampa*, часть белой подпороговой полосы окружена сверху и снизу черным полукругом, а позже эти полукруги объединяются и отсекают часть подпороговой линии, образуя черное пятно со светлым центром, внутри которого часто появляется красное пятно (рис. 117, А).

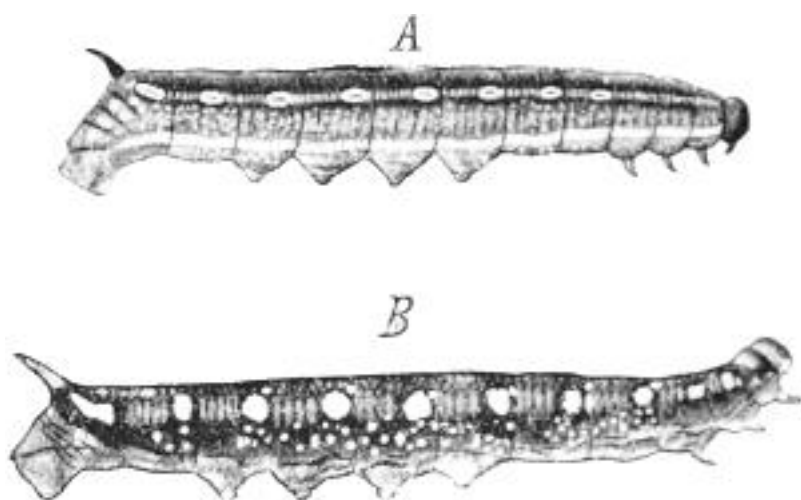


Рис. 117. Гусеница постельного бражника (*Deilephila galii*). А, стадия IV, субдорсальная полоса все еще отчетлива, кольцевые пятна все еще не полностью заключены в нее. В, полностью сформированная гусеница без следов подкорковой полосы, но с десяти кольцевидными пятнами.

У большинства видов эти кольцевые пятна встречаются на многих сегментах (10-12) (рис. 117, Б), и в тех случаях, когда они важны для того, чтобы сделать гусеницу заметной и легко заметной, они иногда образуют двойной ряд. Но мы знаем один вид, *Deilephila hippophaës*, у которого существует только одно кольцевое пятно, и это большое кирпично-красное пятно на предпоследнем сегменте, имитирующее красную ягоду крушины (рис. 8, А и В, r). Но встречаются также особи, у которых на пяти или шести передних сегментах имеются меньшие кольцевые пятна, которые становятся менее отчетливыми по мере продвижения вперед, и у большинства гусениц при тщательном рассмотрении можно распознать маленькие красные точки на выцветших подпорзальных полосах этих сегментов (рис. 8, Б). В связи с этим мы могли бы быть склонны думать, что у предков *D. hippophaës* на всех сегментах были кольца, и что они постепенно стали рудиментарными у большинства из них, потому что утратили свое прежнее биологическое значение и теперь, благодаря адаптации к крушине, могли быть полезны только на предпоследнем. Но если мы примем во внимание и онтогенез, то обнаружим у молодой

гусеницы только простую субдорсальную линию, на которой на третьей стадии появляется красное пятно сегмента хвостового рога (рис. 8, А).

На этой стадии на других сегментах никогда не бывает пятен; они появляются только на последней стадии, но поскольку их может быть совершенно недостаточно, они, должно быть, возникли в результате внутренних законов корреляции, то есть они должны быть повторением самых задних пятен, которые возникли в филогенезе в результате естественного отбора. Мы можем прийти к такому выводу, по крайней мере, если поверим в истинность фундаментального положения биогенетического закона и признаем, что в онтогенезе происходит более или менее отчетливое повторение филогенеза.

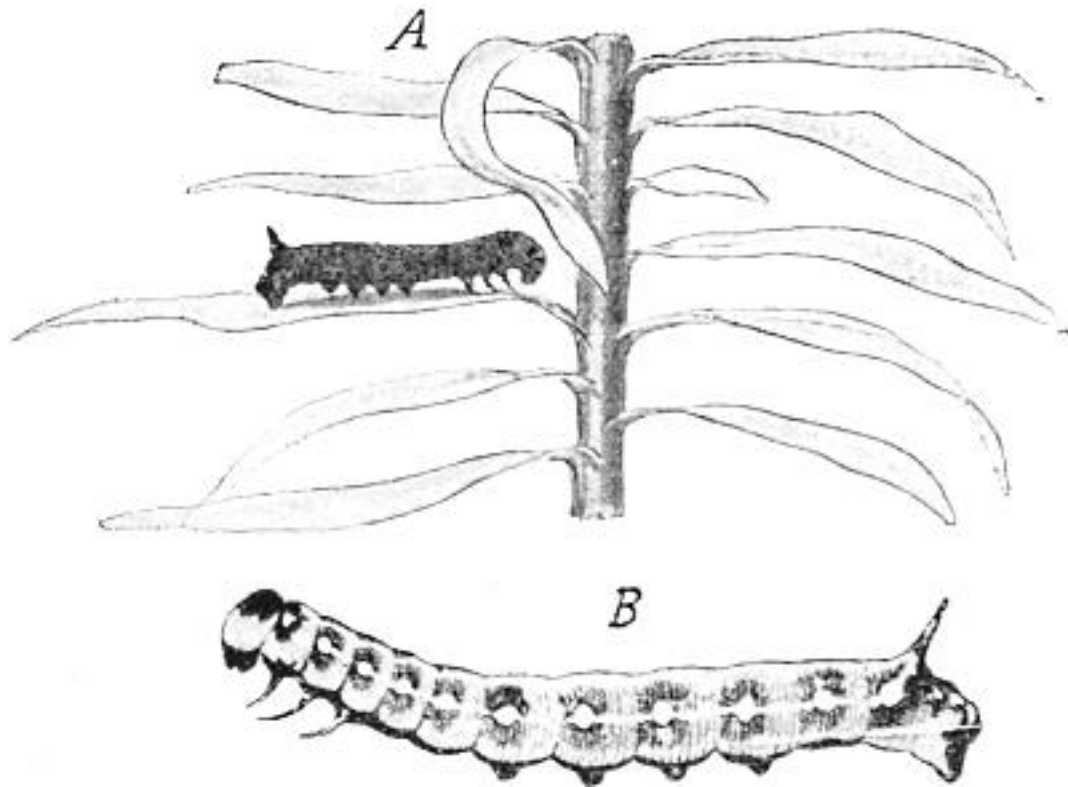


Рис. 118. Два этапа в истории жизни молочайного бражника (*Deilephila euphorbiae*). А, первая стадия, гусеница темно-черновато-зеленая, без отметин. В, вторая стадия, ряд пятен отчетливо соединен светлой полосой, остатком субдорсальной полосы.

Это утверждение может быть признано верным и в случае *дейлефилы*, если мы сравним различные виды друг с другом с точки зрения их онтогенеза. Здесь мы также обнаруживаем, что не только субдорсальная, то есть филогенетически старейшая маркировка гусениц-сфингид, встречается повсеместно на молодых стадиях, но также и то, что она перемещается обратно на все более молодые стадии, пропорционально степени развитости пятнистости, достигнутой у взрослой гусеницы. Так, например, у гусеницы *Deilephila euphorbiae* достигнута наивысшая форма пятнистости, и у этого вида субдорсальная линия больше не является единственным элементом маркировки на любой стадии. Не говоря уже о маленькой гусенице без каких-либо опознавательных знаков, которая выходит из яйца (рис. 118, А), на второй стадии сразу появляется серия кольцевых пятен, соединенных тонкой белой подкорковой линией (рис. 118,

Б). На следующем этапе, третьем, эта субдорсальная линия исчезает, не оставляя и следа, и остается только точечная маркировка, которая впоследствии дублируется.

Сравним с этим онтогенез постельного бражника *Deilephila galii* (рис. 117). Взрослая гусеница обладает только одним рядом кольцевых пятен (B), и, соответственно, молодые стадии гусеницы вплоть до четвертой имеют отчетливую субдорсальную линию (A), хотя на ней видны пятна. Еще более раннюю филетическую стадию развития иллюстрирует *Deilephila livornica*, у которой все кольцевые пятна соединены субдорсальной линией.

Таким образом, вряд ли можно сомневаться в том, что биогенетический закон направляет нас правильно, когда мы заключаем из сравнения онтогенеза различных видов *Deilephila*, что древнейшие предки рода обладали только продольными полосами, и что от этих небольших участков были отрезаны кольцевые пятна, и что они постепенно совершенствовались и в конечном итоге дублировались, в то время как в то же время первоначальная маркировка, продольная полоса, отодвигалась все дальше и дальше на молодых стадиях, пока, наконец, не исчезла совсем.

Обратимся теперь на мгновение к третьей форме маркировки гусениц сфингид - поперечной полосатости. Это произошло не из субдорсальной линии, а совершенно независимо и позднее. Это с большой уверенностью доказывается онтогенезом видов рода *Smerinthus*. Взрослые, а обычно и молодые гусеницы этих видов довольно регулярно имеют семь широких косых полос, которые проходят в направлении хвостового рога через равные промежутки на боковых поверхностях тела (рис. 3). Они отсутствуют только на трех передних сегментах, и на них сохранилась часть более старой маркировки, субдорсальная полоса. Но мы находим, что она полностью развита на самых молодых стадиях у других видов. У *Smerinthus populim* маленькой гусеницы, у которой при выходе из яйца вообще нет отметин, очень скоро появляется белая подплечная линия, а одновременно с ней семь поперечных полос, которые пересекают ее наискось; у более старых гусениц подплечная линия затем исчезает (рис. 119).

Когда я исследовал эти вопросы в начале семидесятых годов, мне не удалось добыть яйца видов рода *Sphinx*, которые также почти все имеют косую полосатость на стадии взросления. Но из того, что я знал об онтогенезе вида *смеринтус*, я смог предсказать, что среди молодых стадий *сфинкса* должны быть некоторые с субдорсальными линиями. Это подтвердилось позже, поскольку Поултон обнаружил у *Sphinx convolvuli*, что на первой стадии косых полос нет, а есть только подкорковая полоса, в то время как у *Sphinx ligustri* оба вида маркировки присутствовали одновременно.

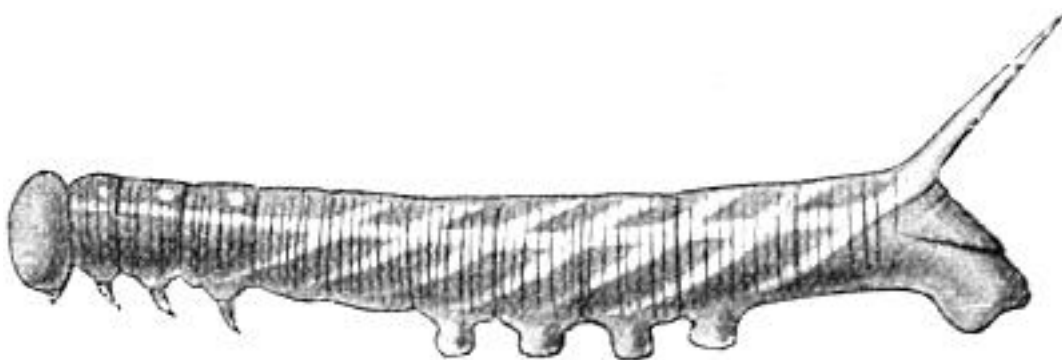


Рис. 119. Гусеница *Smerinthus populi*, тополиного бражника, в конце первой стадии, имеющая как сплошную подпорзальную полосу, так и косые полосы.

Из всех этих фактов, которые я суммировал как можно короче, мы видим, что более старые филетические признаки постепенно вытесняются более новыми на все более молодые стадии онтогенеза, пока, в конечном счете, они не исчезнут совсем. Теперь мы должны спросить, чем вызван этот феномен; является ли это простым вытеснением старых и менее выгодных признаков новыми и лучшими признаками в результате естественного отбора, или здесь действует какой-то другой фактор? В отношении этих форм маркировки ясно, что сначала они могли развиваться только у почти взрослой личинки путем естественного отбора, потому что они полезны только там, и что в то же время старая маркировка должна была быть отменена под влиянием того же фактора, поскольку это повлияло на эффект новой адаптации. По-видимому, на это указывает сохранение субдорсальной линии на тех сегментах, которые втягиваются, когда *Chærocampa* принимает устрашающую позу, или на которых нет косых полос у листовидных гусениц, например, на трех передних сегментах у видов *Sphinx* и *Smerinthus*. Когда новоприобретенные схемы маркировки, подобные глазным пятнам у *Chærocampa*, передаются с последней стадии на предыдущую, это можно объяснить, следуя тому же ходу мыслей, поскольку гусеница уже достигла достаточного размера, чтобы быть способной внушать ужас своими глазами; но на еще более молодых стадиях пятна вряд ли будут оказывать такое действие, и все же они встречаются у довольно мелких животных (20 мм). Еще более очевидной является бесполезность косой полосатости на молодых стадиях у *Сфинкса* и *смеринтус* гусеницы, ибо на самых ранних стадиях жизни гусеницы слишком малы, чтобы походить на лист, а косые полосы расположены гораздо ближе друг к другу, чем боковые ребра любого листа. Более того, маленькие зеленые гусеницы не нуждаются в дополнительной защите, когда они садятся на нижнюю сторону листа; тогда их очень легко в целом принять за ребро листа. Таким образом, это, конечно, не естественный отбор, который приводит к появлению новых признаков. Это также не может быть вызвано тем фактом, что новый признак может быть развит только постепенно и в несколько этапов, поскольку косая полосатость в любом случае возникает в онтогенезе сразу. Следовательно, в развитии должен быть какой-то механический фактор, обусловленный тем фактом, что признаки, приобретенные на более поздних стадиях, постепенно передаются на более молодые стадии. Но этот сдвиг назад может быть остановлен силами естественного отбора, как только он становится невыгодным для соответствующей стадии.

Именно таким образом я объясняю тот факт, что большинство гусениц семейства сфингидовых абсолютно лишены отметин, когда они выходят из яйца. Так, например, у гусениц *Chærocampa* (рис. 116, A), *Macroglossa* (рис. 115) и у *Deilephila* (рис. 118, A), а также у гусениц вида *Smerinthus* сначала нет никаких полос или отметин; они бледно-зеленого цвета, почти прозрачные, и их очень трудно распознать, когда они сидят на листе. Насколько сильно различные стадии могут быть независимо приспособлены к различным условиям своей жизни, когда это необходимо для сохранения вида, самым поразительным образом показано многими видами. Так, у маленькой зеленой гусеницы *Aglaia tau*, когда она покидает яйцо, появляются пять замечательных красноватых стержневидных шипов, которые по форме и цвету напоминают чешуйки молодых буковых почек, среди которых они обитают, и которые позже исчезают; у взрослой гусеницы ничего из этого нет, она зеленого цвета, как листья, и отмечена косыми полосами. Даже если использование этих красноватых шипов будет иным, чем я указал, нам в любом случае придется иметь дело со специальной адаптацией *одноговида*, и это первая

стадия гусеницы, и то, что может произойти на этой стадии, возможно также и на любой другой. Не только животные, претерпевающие метаморфозы, могут демонстрировать независимые филетические вариации на каждой стадии, но и животные с прямым развитием, и действительно, в случае с ними мы можем предположить адаптацию такого рода почти на каждой стадии истории органов, как мы уже видели, потому что значительное сокращение филогенеза до онтогенеза требует очень точной взаимной адаптации зачатков органов и различных скоростей развития.

Таким образом, обсуждаемые факты привели нас — а наряду с ними можно было бы причислить множество других представителей других групп животного царства — к двум основным положениям, которые выражают отношение филогенеза к онтогенезу. Первое и фундаментальное положение — это то, которое уже сформулировано. Онтогенез возникает из филогенеза путем сгущения его стадий, которые могут быть изменены, сокращены, выброшены или сжаты путем интерполяции новых стадий. Второе утверждение относится к отдельным частям и может звучать следующим образом: как каждая стадия может претерпевать новые адаптации сама по себе, так и каждая часть, каждый орган; такие новые адаптации очень часто демонстрируют тенденцию к переносу на непосредственно предшествующую стадию онтогенеза.

В мои намерения не входит формулировать законы онтогенеза прямо сейчас, иначе к ним можно было бы добавить многие другие, например, о регулярном переносе признаков, приобретенных на одном конце сегментированного животного, на другие сегменты: я должен ограничиться приведением двух основных положений в соответствие с принципами нашей теории наследственности.

То, как филогения конденсируется в онтогенезе, можно достаточно легко понять в общих чертах, хотя мы не можем утверждать, что имеем какое-либо представление о подробностях процессов. Непрерывность зародышевой плазмы приводит к наследованию, поскольку она постоянно передает зародышевой плазме следующего поколения детерминантный комплекс предыдущего. Каждая новая адаптация на какой бы то ни было стадии зависит от вариации конкретных детерминант внутри зародышевой плазмы, а это, в свою очередь, зависит от зародышевого отбора, то есть от борьбы различных вариантов детерминант между собой, и от возникающей из этого вариации в определенном направлении, как мы уже показали. Новый вид детерминанты никогда не может возникнуть сам по себе, но всегда только из уже существующих детерминант и путем их изменения. Но поскольку спонтанная изменчивость никогда не приводит к тому, что все гомологичные детерминанты зародышевой плазмы изменяются совершенно одинаково, а только большинство из них, всегда остается меньшинство старых детерминант, которые при определенных обстоятельствах могут снова преобладать, о чем свидетельствуют абберации у видов *Vanessa*, вызванные холодом, и многие другие виды реверсии.

Но это не та вариация, которая приводит к продлению онтогенеза и повторению филетических стадий внутри него. В данном случае скорее новый символ заменяет старый, а не добавляется к нему. Вместо красного может появиться черное пятно, но не сначала черное, а затем красное. Конечно, мы все еще слишком мало знаем о тесной последовательности событий на стадиях онтогенеза, чтобы быть в состоянии определенно сказать, что в таких, казалось бы, простых

преобразованиях более старая стадия не в каждом онтогенезе предшествует более поздней в качестве подготовки к ней, хотя это может быть лишь на короткий и преходящий период.

Однако несомненно, что происходят изменения, такие как добавление новой стадии в онтогенезе, и что это подразумевает возникновение чего-то действительно совершенно нового. Следовательно, такая новая стадия может возникнуть только из зародышевой плазмы, путем дублирования и частично вариации детерминант предыдущей стадии. Если, например, тело ракообразного удлиняется на сегмент, это должно быть вызвано процессом такого рода, и в таком случае достаточно понятно, что новый сегмент может сформироваться в онтогенезе только после развития более старого предыдущего, поскольку его детерминанты происходят от этого и с самого начала устроены так, что они высвобождаются для деятельности только при формировании предыдущего сегмента.

Итак, если бы в ходе филогенеза к телу Ракообразного добавилось множество новых сегментов, онтогенез был бы существенно продлен, и конденсация стала бы необходимой в интересах сохранения вида. Чтобы осуществить это сгущение, целые серии сегментов, которые добавлялись последовательно в филогенезе, сменяли друг друга с постепенно возрастающей скоростью в онтогенезе, пока, наконец, не появились *одновременно*: детерминанты сегментов $n, n + 1, n + 2, \dots n + x$ различались в зависимости от их высвобождающих стимулов и активизировались уже не последовательно, а одновременно в контролируемых ими клеточных комплексах. Таким образом, мы имеем повторение, но с сокращением и компрессией, филетических стадий онтогенеза. Так, у науплиуса *лептодоры* мы видим зачатки пяти пар ног последующего развития грудной клетки (рис. 111, IV-VIII), а у личинки зоеи за уже развитой плавательной ножкой видны зачатки шести грудных ног (рис. 114, VI-XIII).

Но в ходе филогенеза сегмент также может стать излишним, и мы знаем, что тогда он дегенерирует и в конечном итоге полностью устраняется. Так, у паразитических равноногих, обитающих внутри других ракообразных, у относительно хорошо развитой личинки отсутствует сегмент грудной клетки, а у Caprellidae из числа амфиподовых ракообразных все брюшко из шести-семи сегментов дегенерировало до узкой рудиментарной структуры. В таких случаях постепенное вырождение относительных детерминант шаг за шагом предшествовало вырождению самой части, и когда это завершается, в онтогенезе не обнаруживается ничего из того, что присутствовало ранее, и поэтому мы можем говорить о "фальсификации" филогенеза. Но то, что полное исчезновение определяющих факторов происходит исключительно медленно, так что для его осуществления иногда недостаточно целых геологических периодов, мы уже узнали из нашего изучения рудиментарных органов, примеры которых могут быть продемонстрированы у каждого высшего животного, свидетельствуя о наличии соответствующих органов или структур у предков данного вида.

Из имеющихся в нашем распоряжении данных наблюдений мы можем с уверенностью заключить, что исчезновение бесполезных деталей регулируется определенными законами; но еще слишком рано пытаться сформулировать эти законы или даже проследить их до механических причин. Как мы уже говорили, необходимым предварительным условием для этого является гораздо более полный сбор фактов, и прежде всего тот, который был составлен по определенному плану. Но, по крайней мере, столько мы можем почерпнуть из имеющихся у нас фактов, что дегенерация органа начинается на заключительной стадии и постепенно переходит в эмбриогенез. Таким образом, два пальца птиц, исчезнувших с мелового периода,

все еще обозначены у каждого птичьего эмбриона, хотя впоследствии они дегенерируют. У различных млекопитающих в челюстях эмбрионов были обнаружены "зачатки зубов до молочницы", которые показывают нам, что существовали не только предки, зубной ряд которых представлял собой современные "молочные зубы", но что еще более отдаленные предки обладали другим набором зубов, который был вытеснен "молочными зубами"; таким образом, зубы предков современного правого кита (*Balaena mysticetus*) представлены у современных эмбрионов только в форме зубных ямок. И, как мы уже видели, центральная ось, столь характерная для запястья низших позвоночных, появляется у Человека только на очень ранней эмбриональной стадии и снова исчезает как таковая в дальнейшем ходе эмбриогенеза.

Возможно, мы можем дать следующее предварительное изложение этого закона: невозможно, чтобы какая-либо часть или орган были внезапно удалены из онтогенеза, не приведя в беспорядок целое, и наименее серьезное нарушение хода развития, несомненно, будет вызвано, если конечная стадия рассматриваемой части сначала станет рудиментарной. Только после того, как это произошло и соседние части приспособились к исчезновению, это может распространиться на стадии, непосредственно предшествующие ему, так что они тоже вырождаются и позволяют окружающим частям адаптироваться. Чем дальше вглубь онтогенеза простирается исчезновение, тем больше будет число других структур, так или иначе затронутых дегенерацией, и все они не должны быть внезапно переведены в новые условия, иначе пострадал бы весь ход развития. Таким образом, сначала могут исчезнуть только те детерминанты — и могут исчезнуть в соответствии с законами зародышевого отбора, — которые контролируют конечную форму бесполезного органа, затем те, которые непосредственно предшествовали им, которые контролировали, скажем, его размер, и, таким образом, исчезает все больше и больше ранее активных детерминант, и рука об руку с этим исчезновением происходят изменения всех частей, соответствующие истощающемуся состоянию органа, так что их собственному развитию и развитию животного в целом не наносится ущерба. Если бы это было иначе, если бы, когда какая-то часть становилась бесполезной, все ее коллективные детерминанты исчезали одновременно, весь онтогенез пошатнулся бы, фактически это было бы похоже на то, как если бы человек, желающий уменьшить ширину окна в доме, стоящем на столбах, начал с демонтажа фундаментной опоры.

Конечно, следует понимать, что эти процессы протекают настолько чрезвычайно медленно, что личный отбор принимает в них участие, по крайней мере вначале. В дальнейшем дальнейшая дегенерация бесполезного органа или рудимента не оказывает никакого влияния на жизненную силу индивидуума и, следовательно, зависит исключительно от борьбы частей внутри зародышевой плазмы (зародышевый отбор).

Если бы мы могли увидеть детерминанты и непосредственно распознать их расположение в зародышевой плазме и их важность в онтогенезе, мы, несомненно, поняли бы многие явления онтогенеза и их связь с филогенезом, которые в противном случае остались бы загадкой или потребовали дополнительных гипотез для их интерпретации. Несколько лет назад Эмери справедливо указал, что феномен вариации гомологичных частей может быть выведен на основе теории зародышевой плазмы. Если на одной руке шесть пальцев вместо пяти, нередко случается, что на другой также наблюдается избыток пальцев, а иногда это происходит и на ноге. Филетическая модификация конечностей у копытных животных происходила с поразительным единообразием на передних и задних конечностях; ни одно животное никогда не было однокопытным спереди и двукопытным сзади. Хотя я мог бы предположить, что это в

первую очередь зависит от адаптации к различным условиям почвы, и что парнокопытные эволюционировали по отношению к мягкой болотистой почве леса, а непарнокопытные - к степи, нельзя отрицать, что условия зародышевого развития, возможно, способствовали достижению такого единообразия направления вариации, особенно учитывая, что вся структура передних и задних конечностей демонстрирует такое заметное сходство. Эмери склонен относить это к "зародышево-плазматическим корреляциям", и мы с самого начала предположили, что различные детерминанты и группы детерминант действительно находятся в определенных и тесных отношениях друг к другу. Но пока мне кажется преждевременным говорить что-либо более точное и определенное, чем это. Я хотел бы, однако, сказать, что детерминанты или группы детерминант, которые в старых предковых зародышевых плазмах давали начало ряду совершенно сходных структур путем размножения в течение онтогенеза и, следовательно, должны были присутствовать только *поодиночке* в зародышевой плазме, у более поздних потомков должны были бы перенести свое размножение обратно в саму зародышевую плазму, если бы необходимость потребовала, чтобы гомологичные части, которые они контролировали, стали *отличаться* друг от друга. Тогда ранее единая группа детерминант в зародышевой плазме должна была бы стать множественной. Но поскольку новые детерминанты могут возникать только из тех, которые уже существуют, эти новые должны были занять свое место рядом со старыми и поэтому, вероятно, подвергались бы воздействию каких-либо общих с ними внутриродовых причин вариации — то есть они будут иметь тенденцию изменяться еще позже аналогичным образом. Например, мы могли бы думать о сегментах примитивных кольчатых червей, которые по форме и содержанию по большей части одинаковы, как о происшедших из одного зародышевого зачатка, от которого, когда у высших кольчатых червей различные области тела должны были принять различную форму, отделились несколько первичных составляющих зародышевой плазмы; и подобным образом, должно быть, произошла гораздо более высокая и сложная дифференцировка соматических сегментов у ракообразных. Таким образом, мы понимаем, как детерминантные группы зародышевой плазмы размножались в соответствии с потребностью в возрастающей дифференциации, но оставались в тесной связи, что в некоторой степени подвергало их общей судьбе, то есть общим модифицирующим влияниям, и во многих случаях обуславливало их сходную изменчивость.

Но мы не можем заглянуть непосредственно в зародышевую плазму и поэтому вынуждены прибегать к индуктивным выводам, которые мы можем сделать из фактов, представленных нам феноменами видимых живых организмов. Пока что материал для таких индукций скуден, потому что он был собран бессистемно, а не по определенному плану. Поэтому я воздерживаюсь в настоящее время от попыток какой-либо дальнейшей разработки моей теории зародышевой плазмы. Только когда в нашем распоряжении окажется обилие наблюдательного материала, собранного в соответствии с определенным планом, можно будет с какой-либо определенностью вывести что-либо еще относительно внутренней структуры зародышевой плазмы или взаимных влияний и отношений ее детерминант и ее модификации в ходе филогенеза. Между тем, мы должны довольствоваться тем, что с помощью гипотезы детерминант сделали понятным по крайней мере один фундаментальный факт, каким образом возможно, что в ходе филогенеза отдельные части и отдельные стадии могут быть выброшены или интерполированы, или даже только вызваны к вариации, не вызывая вариации во всех остальных частях и стадиях животного. Теория эпигенеза не может этого сделать, поскольку, если бы в зародышевой плазме не содержалось репрезентативных частиц, то каждая ее

вариация влияла бы на весь ход развития и каждую часть организма, и вариации отдельных частей, возникающие из зародыша, были бы невозможны.

ЛЕКЦИЯ XXVIII

ОБЩЕЕ ЗНАЧЕНИЕ АМФИМИКСИСА

Двойной смысл амфимиксиса — Он обуславливает непрерывное изменение индивидуальности—Аналогия с карточной игрой—Зародышевая плазма одновременно изменчива и постоянна—Две причины индивидуальной изменчивости: отбор зародышей и новые комбинации идентификаторов—"Гармоничные" условия адаптации амфимиксис—Разница между адаптацией и простой вариацией—Следует ли настаивать на "прямом" использовании амфимиксиса?—Непрерывное вмешательство личного отбора в родословную зародышевой плазмы—Далеко идущие последствия личного отбора—Закрепление механизмов амфимиксиса в течение поколений видов—Увеличение постоянства признака с увеличением его продолжительности—Признаки у одного и того же вида изменчивы в разной степени—Верхняя и нижняя поверхности каллимы—Дикорастущие растения, выращиваемые в культуре, поначалу не меняются—Амфимиксис очень древний, следовательно, очень прочно укоренившийся —Приводит ли амфимиксис к выравниванию (Хатчек, Хейкрафт, Кетле)?—Частотные кривые Гальтона — свободный простор для вариаций Аммона — Асимметричные частотные кривые Де Фриза.

Мы уже познакомились с процессом, который у одноклеточных организмов называется конъюгацией, а у многоклеточных - оплодотворением, и увидели, что его наиболее очевидное значение заключается в том факте, что благодаря ему объединяются зародышевые плазмы двух особей. Поскольку, согласно нашему мнению, эта зародышевая плазма или идиоплазма является носителем наследственных тенденций рассматриваемого организма, смешение или амфимиксис двух зародышевых плазм объединяет наследственные тенденции двух индивидуумов, и организм, развитие которого происходит от этой смешанной зародышевой плазмы, следовательно, должен проявлять черты обоих родителей и в определенной степени состоять из черт обоих. Это один из результатов, достигаемых амфимиксисом.

Но мы пошли дальше этого и увидели, что существует второй результат, подразумеваемый при амфимиксисе, а именно, что индивидуальный характер зародышевой плазмы постоянно изменяется за счет новых комбинаций содержащихся в ней идентификаторов. Из того, что я считаю доказанной гипотезой, мы сделали вывод, что зародышевая плазма состоит из *ids*, что уменьшение ее массы до половины первоначальной должно означать уменьшение количества *ids* до половины, а поскольку *ids* содержат первичные компоненты, которые индивидуально отличаются, это должно привести к новому расположению, новому сочетанию этих индивидуальных особенностей. Уменьшение зародышевой плазмы наполовину, то есть уменьшение числа ее *id* до половины, представляет собой явление, обычно связываемое с амфимиксисом, и было установлено в случае всех животных, которые до сих пор были исследованы, и всех наиболее тщательно изученных растений, и, наконец, было показано, что

оно весьма вероятно у одноклеточных организмов, поскольку процессы конъюгации у инфузорий и многих других простейших включают явления, очень похожие на процессы редуцирующего деления у высших животных. Предсказание, сделанное на теоретических основаниях, здесь было подтверждено наблюдениями, и очевидно, что предположение об ids, то есть о единицах в зародышевой плазме, которые передаются от одного поколения к следующему, предполагает уменьшение их количества при каждом амфимиксисе. Без этого количество идентификаторов удваивалось бы при каждом амфимиксисе и, следовательно, постепенно достигло бы чего-то огромного. Таким образом, мы видим, почему это обычно повторяющееся сокращение id перед каждым амфимиксисом было установлено в ходе эволюции, и мы видим, что это неизбежно влечет за собой то, что с каждым амфимиксисом должна быть связана новая комбинация id.

Если ничто не сохраняется, если это не является целенаправленным, то есть необходимым, то в чем смысл того факта, что механизмы амфимиксиса происходят почти во всей известной области жизни, от самых простых организмов до высших, у одноклеточных и многоклеточных организмов, как у растений, так и у животных? Почему этот порядок был нарушен только в нескольких небольших группах форм, в то время как в других местах он встречается почти в каждом поколении и настолько неразрывно связан с размножением, что его даже рассматривали — с недостатком ясности — как форму размножения, и даже сейчас обычно называют "половым размножением"? И почему у многих организмов, особенно низших, это не связано с каждым размножением, хотя и повторяется через регулярные или нерегулярные промежутки времени? Такое универсальное устройство, несомненно, должно иметь фундаментальное значение, и мы должны спросить, в чем заключается это значение. Это проблема, к решению которой мы должны сейчас обратиться.

Итак, мы можем сказать сразу: значение амфимиксиса не может заключаться в том, чтобы сделать возможным размножение, поскольку размножение может осуществляться без амфимиксиса самыми разнообразными способами — путем деления организма на два или более, почкованием и даже образованием одноклеточных зародышей. Несмотря на то, что последние обычно по-разному организованы так, что они должны подвергнуться амфимиксису, прежде чем смогут развиться в новые организмы, все же существует множество зародышевых клеток, которые не подвержены этому состоянию (например, споры), и есть, как мы видели, много зародышевых клеток, приспособленных к амфимиксису, которые всегда, или в определенных поколениях, или даже только изредка, освобождаются от этого состояния под определенными внешними воздействиями: я имею в виду яйцеклетки, которые развиваются партеногенетически.

Если амфимиксис не является универсальным предварительным условием размножения, то в чем заключается необходимость его повсеместного распространения среди живых организмов?

Мы уже узнали, что амфимиксис приводит к двум результатам без исключения; один из них - предшествующее уменьшение первоначального числа id наполовину и последующая новая комбинация id, которая является результатом этого; другой - объединение двух таких половинчатых зародышевых плазм от двух разных особей. Первое мы можем, вместе с Хартогом, сравнить с удалением половины колоды карт, предварительно перемешанных, второе - с комбинацией двух таких половинок из разных колод. Первый процесс не привносит ничего

нового в комплекс первичных составляющих, а скорее удаляет часть — большую или меньшую — из его символов: не обязательно ровно половину из них, поскольку каждый отдельный тип идентификатора может быть представлен двойными или кратными числами. Но редукция упрощает состав зародышевой плазмы и может сама по себе, через борьбу идентификаторов в онтогенезе, привести к результату, отличному от родительского, то есть к новой индивидуальности. Однако в ходе второго процесса неизбежно добавляются новые индивидуальные черты, которые делают результирующие результаты еще более заметно разнообразными, то есть, если ID обоих родителей находят выражение в борьбе на протяжении онтогенеза, а это, как мы уже видели, обычно имеет место, хотя не всегда и, конечно, не во всех частях тела. Таким образом, амфимиксис, вместе с подготовительной редукцией идентификаторов, обеспечивает постоянное повторение индивидуальных особенностей посредством непрерывных новых комбинаций индивидуальных признаков, уже существующих у данного вида.

Когда шестнадцать лет назад я впервые задался вопросом о действительном и окончательном значении полового размножения, я думал, что нашел его в этом непрерывном создании новых индивидуальностей. Это показалось мне достаточной причиной для внедрения амфимиксиса в природу, поскольку различие между особями является основой процесса отбора, а следовательно, и основой всех преобразований организмов, которые мы можем отнести к естественному или половому отбору. Итак, эти различия в ценности отбора являются — как я считал тогда и считаю до сих пор — не только наиболее частыми органическими изменениями, но и наиболее важными, поскольку они не только иницируют, но и контролируют новые линии эволюции. Поэтому я по-прежнему рассматриваю амфимиксис как средство, с помощью которого осуществляется постоянная новая комбинация вариаций, процесс, без которого эволюция этого мира организмов, столь бесконечно разнообразных по форме и столь непостижимо сложных, не могла бы иметь места.

Но я не рассматриваю этот амфимиксис как реальную причину самой вариации, поскольку это должно зависеть не от простого обмена идентификаторами, а скорее от вариации идентификаторов. Идентификаторы червя первобытного мира не могли бы теперь без изменений составлять зародышевую плазму слона, даже если верно, что млекопитающие произошли от червей. Идентификаторы, должно быть, тем временем трансформировались бесчисленное количество раз в результате модификации, вырождения и новообразования детерминант. Амфимиксис, то есть объединение двух зародышевых плазм, сам по себе не вызывает вариации детерминант, он лишь упорядочивает id (предковые плазмы) во все новых комбинациях. Если бы происхождение вариаций ограничивалось только этим, трансмутация видов и родов была бы возможна только в очень ограниченном масштабе; в лучшем случае мог бы существовать узкий круг вариаций, как в уже приведенном примере с колодами карт; даже если бы изъятие и смешивание половинок повторялось тысячу раз, определенное, хотя и несомненно большое, количество комбинаций карт в конечном итоге повторялось бы снова и снова. Но иначе обстоит дело с зародышевой плазмой и амфимиксисом, где имеется бесконечно более разнообразная серия результатов, потому что отдельные карты - идентификаторы — изменчивы даже в зависимости от времени просеивания и перетасовки и, следовательно, бесконечно разнообразны в ходе многочисленных повторений перетасовки.

Мне часто и настойчиво приписывали утверждение, что зародышевая плазма неизменна — неправильное понимание моей позиции, возможно, из-за несколько слишком краткого

заявления, которое я сделал в более ранний период (1886). Я описал зародышевую плазму как "вещество, обладающее огромной способностью к персистенции" и изменяющееся с трудом и медленно, основывая это утверждение на вековой персистенции многих видов, у которых специфическое строение зародышевой плазмы должно было оставаться неизменным. Идея "зародышевого отбора", о непрерывной борьбе между "первичными составляющими" зародыша и о возникающем в результате этого постоянном, незначительном и невидимом повышении и падении индивидуальных признаков, еще не пришла мне в голову, и я в то время не сформулировал концепцию "детерминант". В то время я даже сомневался, нельзя ли интерпретировать развитие, наследственность и изменчивость, исходя из предположения о недифференцированной субстанции без первичных составляющих. Но я никогда не был в неведении, что вся филетическая эволюция органического мира мыслима только в предположении о непрерывных изменениях зародышевой плазмы, что она на самом деле зависит от этого, даже если эти изменения происходят чрезвычайно медленно и, следовательно, в определенном смысле "трудны".

Теперь, когда я понимаю эти процессы более ясно, мое мнение таково, что корни всех наследуемых вариаций лежат в зародышевой плазме, и, более того, что детерминанты постоянно колеблются туда-сюда в ответ на мельчайшие изменения в питании и легко принуждаются к *вариациям в определенном направлении*, что в конечном итоге может привести к значительным вариациям в структуре вида, если им благоприятствует личный отбор или, по крайней мере, если они не подавляются им как вредные. Но отбор постоянно следит за обоими видами вариации, и если условия жизни не способствуют вариации или даже не позволяют ей сохраняться, отбор устраняет все, что снижает чистоту конкретного типа, все, что выходит за пределы полезности или что может поставить под угрозу существование вида. Таким образом, мы понимаем, как зародышевая плазма может быть изменчивой и в то же время оставаться неизменной на протяжении тысячелетий, как она готова и способна обеспечивать любые вариации, которые возможны у вида, если этого требуют внешние обстоятельства, и при этом способна сохранять признаки вида в почти абсолютном постоянстве на протяжении целых геологических эпох; короче говоря, как она может быть одновременно легко изменчивой и в то же время изменяться медленно.

Важность, которую амфимиксис, таким образом, имеет в связи с адаптацией организмов, заключается, если я не ошибаюсь, в необходимости коадаптации, то есть в том факте, что почти во всех адаптациях речь идет не просто об изменении одного детерминанта, но о коррелированных вариациях многих — часто очень многочисленных — детерминант, о "гармоничной адаптации", как мы уже говорили. Многосторонняя адаптация такого рода кажется мне невозможной без постоянно повторяющегося просеивания и рекомбинации зародышевой плазмы, а это может быть осуществлено только путем амфимиксиса.

Могут возразить, что, помимо амфимиксиса, вариации могут быть вызваны во многих частях организма, как при чисто бесполом размножении. Растение, например, может изменяться, когда его переносят в незнакомую почву или климат; и даже в этом случае изменения кажутся гармоничными, по крайней мере, гармония частей сохраняется настолько, что растение продолжает процветать, во всяком случае, при выращивании. Обильное питание может стимулировать гигантский рост вида растения и вызывать вариации во многих его частях, и обильное питание может даже непосредственно влиять на зародышевую плазму, так что все или некоторые из этих вариаций могут стать наследственными; и все же это далеко не случай

адаптации, это просто случай одновременных вариаций, и сомнительно, сделают ли они возможным дальнейшее существование растения в новых условиях или нет. Например, легко могло случиться, что растение, хотя и стало крупнее и зацвело более обильно, оказалось бы бесплодным и, следовательно, непригодным для дальнейшего существования в естественном состоянии. Вариации не обязательно являются адаптациями; последние никогда не могут возникнуть исключительно в результате прямого воздействия на зародышевую плазму. Какое прямое воздействие на зародышевую плазму могло, например, сделать задние ноги млекопитающего длинными и сильными, а передние - короткими и слабыми? Очевидно, что ни увеличение, ни уменьшение количества пищи, ни повышение или понижение температуры - короче говоря, никакого прямого влияния, потому что все это влияет на зародышевую плазму в целом и, следовательно, не может влиять на две гомологичные группы детерминант в противоположных направлениях.

Мне кажется, это возможно только тогда, когда амфимиксис вызывает у одной особи благоприятное совпадение случайных зародышевых вариаций детерминант передних и задних конечностей; и точно так же, как это происходит с двумя вариациями в этом простом гипотетическом случае, так будет и в реальных процессах адаптации, где задействованы многочисленные - мы не знаем, насколько многочисленные - вариации, необходимые для "гармоничной адаптации".

Не нужно возражать, что само количество вариаций, необходимых для "гармоничной адаптации", делает ее возникновение практически невозможным; ибо именно *полная* гармония частей делает адаптацию возможной, а без этого индивид был адаптирован лишь несовершенно и, следовательно, неспособен к выживанию. Математически, конечно, не доказуемо, что это так, но поскольку весь процесс трансформации, превращающий старую адаптацию в новую, начинается с минимальных колебаний детерминант, которые сначала должны быть доведены зародышевым отбором до уровня селекционной ценности, а затем должны подвергаться личностному отбору, то весь процесс протекает так постепенно и такими маленькими шагами, что гармония частей поддерживается функциональной адаптацией в течение индивидуальной жизни у большого числа индивидуумов. Но это всего лишь индивидуумы, которые выживают в борьбе за существование и в то же время обладают на каждой стадии процесса наилучшим сочетанием благоприятно изменяющихся детерминант..... Поскольку эти благоприятные вариации являются, в результате зародышевого отбора, не просто изолированными вариациями изменяющейся значимости, но вариациями в *определенном направлении*, весь процесс вариации должен продолжаться в каждой отдельной части в направлении, заданном ей индивидуальным отбором. Но поскольку при каждом редуцирующем делении ID зародышевых клеток сокращается до половины их числа, предлагается возможность постепенного удаления неблагоприятных id из зародышевой плазмы вида, поскольку потомки, происходящие от наиболее неблагоприятных id-комбинаций, всегда погибают, и поэтому из поколения в поколение зародышевая плазма избавляется от своих неблагоприятно изменяющихся id, и сохраняются наиболее благоприятные комбинации, обеспечиваемые амфимиксисом, пока, в конечном счете, не останутся только те комбинации, которые изменяются соответствующим образом, или, по крайней мере, только те, в которых соответственно изменяющиеся детерминанты находятся в одном и том же месте. большинство, и поэтому имеют контролирующее влияние.

Логически этот вывод, несомненно, бесспорен с точки зрения теории зародышевой плазмы; но можно ли рассматривать его как достаточную причину для введения амфимиксиса и для его чрезвычайно упорного сохранения на протяжении долгой и запутанной филогении, невозможно утверждать без специального исследования.

Против моей позиции часто выдвигалось возражение, что механизм не может возникнуть или поддерживаться посредством естественного отбора, если он не *приносит прямую пользу* особи, у которой он возникает. Следовательно, половое размножение не могло быть установлено просто потому, что оно развивается, или даже потому, что оно делает возможными адаптации видов, поскольку эти адаптации происходили лишь изредка, возможно, раз в тысячу поколений или даже реже; таким образом, последующие поколения не могли извлечь никакой выгоды из рассматриваемого устройства, и поэтому, согласно закону вырождения неиспользуемых признаков, оно должно было быть давно утрачено. Я упоминал об этом возражении ранее, но был вынужден отложить его подробное рассмотрение до тех пор, пока мы не обсудим отбор зародышей.

Мы, конечно, допускаем, что признаки сохраняются нетронутыми только до тех пор, пока они приносят достаточно преимуществ, чтобы склонить чашу весов в пользу их обладателей, и что они начинают падать с высоты своего совершенства, когда это уже не так; мы допускаем также, что новые адаптации необходимы не постоянно, а лишь с интервалами в длинную череду поколений, и все же приведенное возражение кажется мне необоснованным.

Оставляя на данный момент в стороне первое знакомство с амфимиксисом, давайте разберемся с ним как с существующим явлением, для упорного сохранения которого мы хотим найти причины.

Действительно ли амфимиксис важен только в связи с новой адаптацией вида и что он не имеет ничего общего с сохранением вида в состоянии адаптации, уже достигнутом? Согласно концепции процессов внутри зародышевой плазмы, которую мы уже изложили, это невозможно, поскольку в детерминантах происходят постоянные незначительные колебания вследствие колебаний потока питательных веществ, и эти незначительные колебания, плюс или минус, во многих случаях не уравнивают друг друга и не противодействуют друг другу, снова поворачиваясь в противоположном направлении; они продолжают увеличиваться в том направлении, в котором они начались. Только когда личный отбор противостоит им, они заходят в тупик, и это может произойти только тогда, когда они достигают ценности отбора, то есть когда они достигают уровня, на котором они становятся невыгодными в борьбе личностей. Но поскольку зародышевые вариации такого рода возникают постоянно, личный отбор должен постоянно следить за ними и искоренять их, как только они достигнут селекционной ценности.

Следовательно, когда вид наиболее идеально приспособлен к своим условиям, он неизбежно начал бы вырождаться, если бы личный отбор не охранял его постоянно и не устранял все, что есть в избытке или недостатке, как только это начинает наносить ущерб. Но адаптация вида зависит не от *одного* признака, сохраняющегося на своем нормальном уровне, а от стойкости очень многих признаков, и многие из них изменяются одновременно в большую или меньшую сторону и в тот или иной момент достигают предела селекционной ценности. Если бы амфимиксиса не было, то либо все особи с любым избыточным вариантом были бы немедленно уничтожены, либо вид продолжал бы деградировать до тех пор, пока этот избыточный вариант не стал бы настолько многочисленным и сильно представленным у всех его особей, что он погиб

бы в результате дегенерации. Но даже в первом из этих случаев вид был бы обречен на вымирание, потому что чрезмерные вариации происходят даже в каждом бесполом поколении и проявлялись бы во все большем количестве детерминант, если бы не было возможности отвергнуть их и исключить из родословной вида.

Это становится возможным благодаря периодическому вмешательству амфимиксиса; фактически это осуществляется таким образом; и только таким образом вид поддерживается на высшей отметке адаптации. Нет необходимости предполагать, что каждая отдельная детерминанта, изменяющаяся в неблагоприятном направлении, немедленно устраняется, как только она становится вредной, то есть достигает отрицательной селекционной ценности, или — пользуясь выражением, введенным Аммоном, — как только она выходит за границы "игровой площадки вариаций", пределы, в пределах которых вариации не являются ни благоприятными, ни неблагоприятными. Но *в течение поколений* они неизменно элиминируются, особенно когда в зародышевой плазме совпадает большое количество неблагоприятно изменяющихся детерминант. Тогда особи, которые возникают из составленной таким образом зародышевой плазмы, должны погибнуть в борьбе за существование, и, таким образом, id-комбинации с избыточными детерминантами исключаются из зародышевой конституции вида. Поскольку это повторяется так часто, как только происходит избыток идентификаторов, вид поддерживается в чистоте.

Можно было бы возразить, что благодаря такому постоянному отсеиванию непокорных детерминант зародышевая плазма стала бы настолько постоянной по своему строению, что в конечном итоге была бы защищена от всех подобных отклонений со стороны своих детерминант и, следовательно, со временем вообще стала бы совершенно неспособной отклоняться от своего надлежащего пути и, таким образом, больше не нуждалась бы в этой постоянной коррекции посредством амфимиксиса.

Я не хочу противоречить этому заключению; более того, я полагаю, что строение вида становится все более и более постоянным указанным мною способом и что таким образом достигается все более совершенное и устойчивое равновесие всей детерминантной системы. Отсюда следует, что в ходе поколений разнообразные детерминанты зародышевой плазмы будут изменяться в пределах постепенно сокращающегося радиуса и, таким образом, все реже будут выходить за пределы "игровой площадки для вариаций" - и все же я по-прежнему считаю, что этот обоснованный вывод говорит в пользу моей интерпретации полезности сохранения однажды введенной амфигонии.

Прежде всего, следует отметить, что для сохранения полезного института отнюдь не обязательно, чтобы он практически оправдывал свою полезность в *каждом* поколении. Хотя, например, теплая зимняя шерсть млекопитающего вида может быть необходима для его выживания, она не исчезает сразу, когда наступает зима, настолько теплая, что могут выжить даже особи с плохой шерстью. Действительно, могло бы произойти несколько таких мягких зим подряд, в течение которых не было бы отсева особей с плохим мехом, и все же толщина зимнего меха вида не стала бы менее постоянной только потому, что этот признак больше не меняется заметно у старых видов, которые долгое время были идеально адаптированы, и его можно было бы привести в состояние заметных колебаний только очень медленно путем прямого воздействия на зародышевую плазму или посредством панмиксии. Но точно то же самое верно

и в отношении детерминант репродуктивных клеток, в отношении их адаптации к амфимиксису, только гораздо более решительно.

Прежде чем идти дальше, я хотел бы показать, что вывод, который мы только что вывели из теории, а именно, что равновесие детерминантной системы вида увеличивается в стабильности с увеличением продолжительности его существования, справедлив не только для всей системы, но и для отдельных ее частей, то есть для индивидуальных признаков и адаптаций. Опыт учит, что признаки передаются тем точнее и постояннее, чем старше они становятся; родовые признаки более постоянны, чем видовые, признаки порядка более устойчивы, чем фамильные, — это подразумевается даже в их названии. Но мы можем показать даже применительно к признакам вида, что те из них, которые были зафиксированы в течение длительного времени, передаются наиболее точно и чисто; то есть что их детерминанты наименее склонны выходить за пределы "площадки для вариаций" либо в восходящем, либо в нисходящем направлении.

Это доказывают две группы фактов: во-первых, наблюдаемый факт, что весьма разная степень изменчивости, проявляемая разными видами, ни в коем случае не является общей для всех признаков вида в одинаковой степени; ибо отдельные признаки могут быть изменчивыми или постоянными в очень разной степени.

Много лет назад^[21] я обратил внимание на тот факт, что различные этапы жизнедеятельности насекомых, особенно чешуекрылых, могут варьироваться в совершенно разной степени. Так, например, гусеница может быть очень изменчивой, и все же бабочка, которая возникает из нее, может быть чрезвычайно постоянной. Из этого я сделал вывод — что, вероятно, никто сейчас не будет оспаривать, — что различные стадии могут филогенетически различаться независимо друг от друга, что, например, гусеница может приспособиться к новому образу жизни, новому растению-пище, новому средству защиты, в то время как бабочка, не затронутая этим, спокойно живет, как и раньше. Каждая новая адаптация неизбежно предполагает изменчивость, и поэтому стадия, находящаяся в процессе трансформации, должна иметь свой период изменчивости, который постепенно возвращается к большему постоянству, и это тем полнее, чем дольше длится череда поколений, на протяжении которых продолжался отсев менее хорошо приспособленных.

^[21] *Studien zur Descendenztheorie*, Leipzig, 1876.

Но неодинаково изменчивыми могут быть не только отдельные стадии развития; то же самое верно и для признаков вида, которые проявляются одновременно. Самым ярким примером этого, известным мне, является бабочка-листоед, о которой я уже много раз упоминал в ходе этих лекций — индийская *каллима паралекта*. У этого вида коричневая и красная верхняя поверхность почти одинакова по цвету и отметинам у всех особей, но нижняя поверхность, цвет и отметины которой настолько обманчиво имитируют лист, изменчива до такой степени, что среди большого числа экземпляров трудно найти хотя бы несколько, которые были бы так же похожи друг на друга, как у представителей видов, у которых нижняя сторона постоянна. Не нужно настаивать на том, что это связано со сложностью маркировки на нижней стороне. У многих наших местных бабочек нижняя сторона столь же сложна по окраске и маркировке, и, тем не менее, она очень постоянна, будучи почти одинаковой у всех особей, как, например, у *Ванессы кардуи*. У *каллимы* большая изменчивость нижней поверхности, безусловно, зависит не только от того факта, что миметический признак был приобретен лишь недавно (с

филетической точки зрения), но главным образом от того факта, что опавшие листья, к которым они приближаются, сами по себе очень разнообразны по внешнему виду, поскольку многие из них сухие, другие влажные и покрыты плесенью, и что адаптация, следовательно, пошла в разных направлениях и пока, по крайней мере, не объединилась в единый постоянный тип и не разошлась в два или три различных типа. Различные "рисунки на листьях" кажутся одинаково эффективными в сокрытии насекомых от их врагов, и, таким образом, до сих пор происходит постоянное скрещивание и смешивание различных способов изображения листьев.

Вторую группу фактов, указывающих на то, что устоявшиеся признаки имеют меньшую тенденцию выходить за пределы нейтральной "площадки для вариаций", можно найти в опыте селекционеров, и особенно садоводов, которые выращивали дикорастущие растения с целью получения сортов.

Было доказано, что дикорастущие растения часто не проявляют наследственных вариаций в течение длительного ряда поколений, несмотря на сильно изменившиеся условия жизни, но затем наступает момент, когда возникают изолированные вариации, которые затем могут быть усилены манипуляциями селекционера для получения спортивных видов с крупными, ярко окрашенными цветками или с каким-либо другим отличительным признаком. Дарвин назвал это нарушением строения растения; но стабильное и медленно изменяющееся "строение" просто означает, что у старых и хорошо адаптированных видов детерминанты обладают лишь очень ограниченной "площадкой для вариаций", и из-за их прочно обоснованной гармоничной корреляции нелегко и никогда не очень быстро выйти за ее пределы в какой-либо заметной степени.

Давайте теперь примените все это к институту amphimixis и amphigony, и это сразу видно, что эти детерминанты генетического материала, которые управляют символами, относящиеся к половому размножению, должны быть *более стабильными и менее изменчивыми, чем все другие виды, не обладает, ибо они бесконечно старше*. Они старше всех видовых признаков, старше признаков рода, семейства, класса и даже всего ряда или типа, к которому принадлежит высшее животное, например, позвоночное. Поэтому мы не можем удивляться, что амфигония сохранялась на протяжении сотен и тысяч поколений, даже если она не была усилена в зародышевой плазме в течение этого периода отбором. Мы должны скорее удивляться, что от столь первобытного института, так прочно укоренившегося в зародышевой плазме, можно когда-либо отказаться, даже если отказ от него идет на пользу виду, как это произошло в партеногенезе.

Я приступил к этому долгому обсуждению, потому что считаю, что нам необходимо оценить эту силу постоянства со стороны половых детерминант, прежде чем мы сможем объяснить общее явление амфигонии. Возникновение чистого партеногенеза, не сопровождающегося какой-либо дегенерацией вида, вряд ли можно понять, кроме как исходя из предположения, что постоянство вида, когда оно однажды достигнуто, может быть сохранено без постоянного вмешательства амфимиксиса. Как долго он может сохраняться - это другой вопрос, на который трудно или невозможно ответить, поскольку виды, демонстрирующие *чистый* партеногенез, редки, и поскольку мы не можем с уверенностью сказать, сколько времени прошло с тех пор, как у них перестал происходить амфимиксис. Вообще говоря, ответом в отношении нескольких видов, которые должны быть приняты во внимание в этой связи, было бы "недолго", но означает ли это "недолго" сотни поколений или тысячи поколений, мы должны оставить нерешенным.

Единственное, что мы можем сказать, это то, что у всех видов животных, у которых мужской пол полностью вымер или сократился до минимальных остатков, пока еще не обнаружено никаких следов вырождения, и что даже органы, вышедшие из употребления и ставшие функциональными из-за исчезновения амфигонии, тем не менее в ряде случаев сохраняются в совершенной комплектности. Я вернусь к этой теме позже, а пока я хочу разработать нашу концепцию реальной эффективности амфигонии, или обычного полового размножения, и тем самым углубить наше понимание его значения и силы сохранения.

Мы видели, что амфигония не только делает возможными новые "гармоничные приспособления", которые постоянно требуются, но и ведет путем постоянного скрещивания особей, одновременно с устранением менее приспособленных, к постепенно возрастающему постоянству вида. Некоторые авторы рассматривали это как единственный результат; так недавно сделал Хатчек, чья точка зрения уже была опровергнута.

Хейкрафт также находит значение амфигонии просто в выравнивании или нейтрализации индивидуальных различий, на которые она влияет. Кетле и Гальтон попытались показать, что скрещивание приводит к среднему значению, которое затем остается постоянным. Хейкрафт предполагает, что вид может оставаться постоянным только в том случае, если его особи постоянно скрещиваются, и что в противном случае они бы расходились и принимали разные формы, потому что "протоплазма" имеет внутри себя тенденцию к постоянным вариациям. Трансформация видов осуществляется посредством этой тенденции к изменчивости, а постоянство видов, которые уже приспособлены к условиям своей жизни, обеспечивается постоянным скрещиванием особей и последующей нейтрализацией индивидуальных особенностей.

Хотя уже упомянутые случаи, в которых большое постоянство видов связано с чисто партеногенетическим размножением, не говорят в пользу точности только что изложенной точки зрения, тем не менее фундаментальная идея о том, что амфигония является существенным фактором в поддержании и даже в эволюции видов, несомненно, здрава. Мы, конечно, не нашли бы в природе ни родов, ни видов, если бы амфигония не существовала; но мы не можем просто предполагать, что амфигония и вариация являются, так сказать, противоположными силами, первая из которых обеспечивает постоянство вида, вторая - его трансформацию. По моему мнению, во всяком случае, не существует такой вещи, как "тенденция" протоплазмы к изменению, хотя существуют постоянные колебания характеристик, зависящие от несовершенного равенства внешних воздействий, особенно питания. Это, безусловно, приводит, поскольку это имеет место внутри зародышевой плазмы, к постоянному изменению наследственных тенденций в сторону увеличения и уменьшения, и это привело бы ко все большему различию особей, если бы амфигония не уравнивала различия путем постоянно повторяющегося смешивания особей. Кетле и Гальтон показали, что тенденция этого смешения направлена на установление среднего значения; характеристики человека, такие как размер тела, колеблются около среднего значения, которое в то же время демонстрирует максимум частоты; и частотная кривая различных размеров тела принимает совершенно симметричную форму, так что средний размер является наиболее частым, а отклонения от него в большую или меньшую сторону происходят реже пропорционально величине отклонения, причем наибольший и наименьший размеры встречаются реже всего.

Таким образом, выравнивание вариаций посредством амфимиксиса действительно существует, и вопрос, который мы должны задать, заключается в том, как это происходит? Этот случай, конечно, не тот, при котором смешивают равные количества красного и белого вина для приготовления так называемого "Шиллера". Это подтверждается даже тем фактом, что смесь может получиться совершенно разной, даже если вина — два родителя — похожи: ведь дети пары часто непохожи. И хотя "Шиллер" нельзя снова разделить на красное вино и белое, это часто происходит при половом размножении, и иногда до такой степени, что внук в точности напоминает того или иного прародителя, что наиболее наглядно доказано в случае с растениями-гибридами.

Таким образом, существует глубокое различие, зависящее от того факта, что то, что смешивается в амфигонии, является не простым, а составным, не простой единообразной тенденцией развития, связанной с простым и определенным веществом, а комбинацией нескольких или многих тенденций развития, связанных с несколькими эквивалентными, но разными материальными единицами. Этими единицами являются id, или наследственная плазма, и мы видели, как они не только уменьшаются вдвое за счет уменьшения деления, но и выстраиваются в новые комбинации при амфимиксисе.

Эти идентификаторы очень мало различаются в пределах одной и той же зародышевой плазмы; у давно сформировавшихся видов большинство, вероятно, различается только в соответствии с индивидуальными различиями полностью сформировавшихся организмов, но они абсолютно одинаковы только в случае двух идентификаторов, образовавшихся в результате деления материнского идентификатора. Давайте пока не будем обращать на это внимания и предположим, что все идентификаторы зародышевой плазмы различны: зародышевая плазма отца, *A*, будет состоять из идентификаторов *A* 1-100, зародышевой плазмы матери, *B*, из идентификаторов *B* 1-100. Но в каждой зрелой зародышевой клетке этих двух родителей содержится только пятьдесят id, и если мы предположим, что смешение id контролируется исключительно случайностью, то в различных зародышевых клетках $A \times B$ the most diverse combinations of ids may be contained; for instance, *B* 1, 3, 5, 7, 9, 11, ... до 99, или *A* 1-10 и 20-30, и 40-50, и так далее, и аналогично в зародышевых клетках *B*. Если бы все зародышевые клетки, произведенные *A* и *B*, достигли развития, или даже если бы все яйцеклетки преуспели, тысяча или сто тысяч детей этой пары обязательно продемонстрировали бы всевозможное смешение своих признаков, и каждый в одинаковом количестве согласно правилам вероятностных расчетов. Но хорошо известно, *что этого не происходит*; например, из тысяч человеческих яйцеклеток, которые достигают зрелости в течение жизни особи женского пола, более десяти развиваются редко, а более тридцати - никогда, и это определяется исключительно случайно и совершенно независимо от смеси идентификаторов, которые они содержат. Таким образом, чисто случайно, какой из комплексов первичных компонентов, содержащихся в зародышевой плазме индивидуума, передается потомкам, и также чисто случайно, какая комбинация id будет выработана. Следовательно, мы можем сказать, что никакой регулярной нейтрализации контрастов ни в первичных составляющих родителей, ни в том, что касается различий в их характерах, произойти не может. В одном случае имеет место смешанное наследование; в другом случае ребенок идет в отца или в мать; в третьем, и это, вероятно, встречается чаще всего, ребенок похож на отца в одних чертах характера и на мать в других.

Но как же тогда получается кривая частоты вариаций Гальтона? Почему среднее значение любого символа встречается гораздо чаще, и почему частота вариации регулярно уменьшается

пропорционально ее приближению к тому или иному экстремуму? На это дается ответ: Потому что процесс смещения посредством амфигонии продолжается в течение многих поколений, и, таким образом, должно быть достигнуто устранение случайности и установление среднего.

Но этого недостаточно для объяснения ситуации, поскольку опыт показывает, что асимметричные частотные кривые вариаций также имеют место, даже у видов с половым размножением. Как недавно показал Де Фриз, существуют также "кривые Полугальтона", то есть кривые, которые внезапно обрываются в своей высшей точке. Из этого мы должны заключить, что частота различных вариаций зависит не только от их степени, но также и от большей или меньшей легкости, с которой они возникают в силу строения вида.

Это соображение может быть легко прояснено с помощью изложения Аммона, и особенно его графического изображения "игровой площадки вариаций". Если мы представим себе индифферентные вариации, встречающиеся у любого признака вида, расположенными в виде ряда, восходящего от наименьшего к наибольшему, эту линию можно рассматривать как ось абсцисс, и от нее можно провести координаты, которые выражают частоту рассматриваемых вариаций через различия в их длине. Если соединить концы этих ординат, мы получим кривую частоты (рис. 120, А), которая, согласно Гальтону, должна быть симметричной, и в большинстве случаев это действительно так. Аммон называет пространство между наименьшими и наибольшими вариациями "вариационной площадкой", то есть площадкой, в пределах которой все вариации одинаково выгодны для вида. Это не совпадает с областью вариаций, поскольку могут быть более заметные отклонения ниже начала или выше верхнего края площадки вариаций, но они, будучи невыгодными, подпадают под действие ножниц личного отбора. Игровую площадку для вариаций можно также назвать областью потворства вариациям, потому что вариации, попадающие в ее пределы, избавлены от элиминирующей деятельности отбора, или областью вариаций выживших, потому что в среднем выживают только те, вариации которых не выходят за пределы этой области.

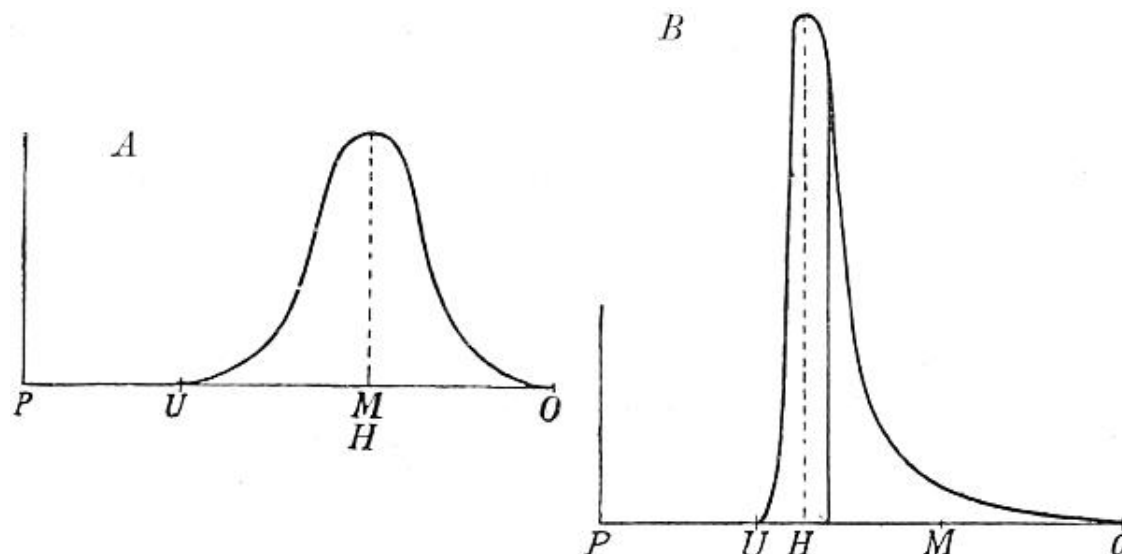


Рис. 120. А, симметричная, и В, асимметричная кривая частоты; после Аммона. *U*, минимальный, *O*, максимальный предел индивидуальной вариации. *U-O*, "игровая площадка для вариаций". *M*, среднее значение вариации. *H*, наибольшая частота или способ изменения.

Это подразумевает, что вариации ниже U (нижняя граница области исключения) и выше O (верхняя граница) могут возникать, но не выживают и не оставляют потомков, и поэтому мы можем легко понять, почему признаки, различные степени которых с одинаковой легкостью возникают из конституции вида, должны постепенно формировать симметричную кривую частоты из-за постоянного скрещивания. Очевидно, что те особи, которые находятся как раз на границах допустимой изменчивости, при прочих равных условиях оставят после себя меньше потомков, чем те, которые приближаются к середине области исключения; ибо, поскольку соответствующие признаки могут варьироваться в потомстве в обоих направлениях, всегда найдутся на нижнем конце некоторые из потомков пары, которые окажутся ниже пределов исключения, а на верхнем конце некоторые, которые поднимутся выше этого предела. Это произойдет даже тогда, когда спаривание происходит между родителями в середине или на другом конце оси абсцисс, поскольку всегда есть случаи преобладания одного из родителей в наследственности. Следовательно, более высокий процент потомков особей, находящихся на пограничной линии, будет устранен, и их частота, *следовательно, должна быть меньше*. Даже если бы в начале серии наблюдений было получено условие, при котором все ординаты зоны исключения были бы одинаково высокими, ординаты, ближайшие к границам, по необходимости очень скоро стали бы ниже, и это пропорционально их удаленности от границы, и частотная кривая, которая сначала представляла бы собой прямую линию (согласно нашему предположению, что, конечно, не соответствует естественным условиям), стала бы симметричной кривой с максимумом посередине и равным падением по обе стороны.

Аммон разработал гипотезу, согласно которой кривая частоты стала бы асимметричной. Во-первых, когда фертильность выше по направлению к верхней или нижней границе зоны исключения; во-вторых, когда зародышевый отбор вызывает вариацию в определенном направлении, вверх или вниз; и в-третьих, "когда естественный отбор по-разному вмешивается на верхней или нижней границе". Из этих трех возможностей первые две следует признать вполне вероятными, но третья, как мне кажется, может вызвать лишь временную асимметрию кривой, сохраняющуюся, то есть, только до тех пор, пока снова не будет достигнуто состояние равновесия; но это может при определенных условиях занять много времени.

Следовательно, асимметричные кривые частоты (рис. 120, *Б*) возникают, например, когда внутриродовые условия ("конституция вида") легче и, следовательно, чаще вызывают экстремальные вариации. В этом случае зона освобождения может простирается только с одной стороны и должна оставаться в этом состоянии. У *Caltha palustris*, болотных ноготков, мы можем найти, согласно Де Фризу, среди ста цветков цветы с пятью, шестью, семью и восемью лепестками в следующих пропорциях:

Лепестки	5	6	7	8
Количество цветов	72	21	6	1

и, таким образом, возникает асимметричная кривая частоты. Но если мы примем за область исключения всю область изменчивости, то есть предположим, что для вида безразлично, имеют ли цветки пять, шесть, семь или восемь лепестков, преобладание пятилепестковых цветов может быть вызвано тем фактом, что получить пять лепестков гораздо легче, чем шесть или более, из-за внутреннего строения всего растения.

В этом случае максимум частоты находится на нижнем пределе вариации, но он также может находиться и на верхнем. Таким образом, согласно Де Фризу, цветки *вейгелии* различаются по количеству кончиков лепестков следующим образом. Шестиконечные венчики обнаружены не были, а среди 1145 цветков были следующие пропорции:-

Кончики венчика	3	4	5
Количество цветов	61	196	888

Таким образом, ясно, что амфимиксис является существенным фактором в закреплении форм, но что он, конечно, не определяет их сам по себе, и что не всегда среднее значение вариаций является наиболее частым, но что форма кривой частоты определяется также другими факторами, а именно зародышевым и личным отбором и директивным контролем, который они оказывают на вариации.

Уравнительный эффект амфигонии, возможно, можно выразить так: в случае каждой новой адаптации сначала существует большая область вариации, но она постепенно уменьшается вследствие постоянного ограничения со стороны естественного отбора, пока в конечном итоге — когда достигнута наивысшая степень постоянства признака или вида — она лишь очень незначительно не выходит за пределы "игровой площадки адаптации" или "области исключения".

Таким образом, одним из эффектов амфимиксиса является усиление ограничения области вариации, или, как мы обычно говорим, постоянство фаций данной формы, сгущение в вид. Насколько этот результат необходим или полезен и, следовательно, насколько его можно рассматривать как объясняющий персистенцию амфимиксиса, мы обсудим в главе, посвященной образованию видов. Мое собственное мнение таково, что даже тот факт, что новые адаптации становятся возможными благодаря амфимиксису и амфигонии, способу размножения, связанному с ним, сам по себе является достаточной причиной, по которой амфимиксис следовало сохранить, когда он был введен.

ЛЕКЦИЯ XXIX

ОБЩЕЕ ЗНАЧЕНИЕ АМФИМИКСИСА (продолжение)

Связь амфимиксиса с размножением—Происхождение амфимиксиса—Его низшие формы—Амфимиксис у кокцидий—Хромосомы у одноклеточных организмов—*Coccidium proprium*—"Амба-гнезда" как предварительная стадия амфимиксиса—Пластогамия миксомицетов—Результат: усиление способности к адаптации—Усиление способности к ассимиляции—Использование полного амфимиксиса—Доказательство его постоянной эффективности можно обнаружить в рудиментарных органах человека—Аллогамия—Средства, принимаемые для предотвращения смешения близкородственных форм—Амфимиксис не является "формирующим" стимулом—Привлечение зародышевых клеток-Эффекты инбридинга по

сравнению с эффектами партеногенеза—Случай вредного инбридинга Натузиуса—Препятствия оплодотворению при скрещивании видов—Вероятная причина вредного эффекта инбридинга.

Мы попытались понять, почему амфимиксис должен был утвердиться среди процессов жизнедеятельности, и теперь мы должны обратиться к вопросу, когда и как, то есть в какой форме, он был впервые представлен. Но сначала я хотел бы немного сослаться на связь амфимиксиса с размножением, которую мы обнаруживаем у всех многоклеточных организмов и среди высших типов настолько необычно, что до недавнего времени амфимиксис и размножение рассматривались как одно и то же, и считалось, что всякое размножение связано с "оплодотворением". Мы видели, что это не так, что, с другой стороны, эти два процесса совершенно различны и могут быть названы скорее контрастами, чем эквивалентами, поскольку размножение всегда означает увеличение числа особей, в то время как амфимиксис подразумевает — по крайней мере первоначально — их уменьшение наполовину.

Соответственно, мы обнаружили, что у одноклеточных организмов амфимиксис не связан с размножением, а интерполирован между делениями, и даже не таким образом, чтобы амфимиксис предшествовал каждому размножению путем деления, а таким образом, чтобы спаривание двух животных происходило только время от времени, после того, как произошло множество делений, иногда сотни. Очевидно, что это должно быть так, поскольку, если бы амфимиксис происходил регулярно между каждыми двумя делениями, никакого увеличения числа особей не произошло бы, по крайней мере, если бы слияние двух конъюгирующих особей было полным.

Почему же тогда существует такая тесная, а в случае высших типов - такая неразрывная связь между размножением и амфимиксисом, что "оплодотворение" представляется *непременным* условием размножения, а не так давно нам казалось, что это "оживление яйцеклетки", "горящая искра", которая заставляет взорваться пороховую бочку?

Причину этого нетрудно обнаружить; она кроется в строении многоклеточных животных и в их дифференциации в соответствии с принципом разделения труда, ибо, поскольку только отдельные клетки способны к размножению, то есть к возникновению целого, именно в них с необходимостью должен происходить процесс амфимиксиса, если его значение заключается в воздействии на последующие поколения. Верно, что у низших многоклеточных организмов, таких как вид *вольвокса*, помимо половых клеток, есть другие репродуктивные клетки, очень похожие на яйцеклетки, развитие которых в новую колонию происходит без амфимиксиса, но чем выше мы поднимаемся в ряду животных и растений, тем реже встречаются эти "бесполое" зародышевые клетки или "споры", а у высших типов животных они полностью отсутствуют, и размножение происходит только с помощью "половых клеток".

Я склонен искать причину этого поразительного явления главным образом в том факте, что, если амфимиксис должен был быть сохранен, это осуществлялось со все большими трудностями по мере того, как становились более высокоразвитыми и сложно дифференцированными организмы, и что поэтому были необходимы более сложные приспособления для того, чтобы объединение двух зародышевых клеток вообще стало возможным. Прежде всего, происходит разделение на два вида половых клеток, далеко идущие различия и точные приспособления которых к мельчайшим условиям мы уже обсуждали; затем

следуют бесчисленные приспособления, вызывающие встречу половых клеток, приспособления для совокупления и, наконец, инстинкты, которые сближают два пола, используемые средства привлечения, будь то декоративные цвета или привлекательные формы, возбуждающие запахи или музыкальные ноты, короче говоря, все разнообразные и сложные приспособления, которые кажутся тем тоньше, чем выше организм стоит на лестнице развития. жизнь. Когда мы вспоминаем, что половые различия в конечном итоге заходят так далеко, что они доминируют во всем организме, как по его внешнему виду, так и по его внутренней природе, его чувствам, склонностям, инстинктам, его воле и способностям, а также в его структуре вплоть до мельчайших нервных элементов, мы можем понять, что способ размножения, который требует такого сложного расположения деталей, предполагающего формирование всего организма, так сказать, от рождения до смерти, по необходимости должен оставаться единственным, и что не было места для сохранения какого-либо существенно отличного способа размножения с совершенно иными приспособлениями. Или, выражаясь метафорически, врожденная способность организма к адаптации настолько исчерпала себя при установлении этого чудесного приспособления амфимиксисом, что возможность любого другого была полностью исключена.

Верно, что только у позвоночных "репродуктивный аппарат" настолько высокоразвит, но даже у моллюсков и членистоногих "половое" размножение, то есть размножение, связанное с амфимиксисом, является преобладающим способом. У них действительно иногда происходит партеногенез, то есть дифференцированные половым путем женские половые клетки благодаря некоторым небольшим изменениям в созревании яйцеклетки становятся способными развиваться без предшествующего амфимиксиса, но это происходит только в совершенно особых случаях как адаптация к совершенно особым обстоятельствам и может рассматриваться только как временное прекращение связи между размножением и амфимиксисом. В некоторых случаях партеногенетически развивается часть яйцеклеток, адаптированных к амфимиксису, поскольку оба вида производят одни и те же животные, дифференцированные половым путем, настоящие самки, и это часто в некоторой степени верно, когда дифференцировка в направлении партеногенеза продвинулась дальше, и яйцеклетки были разделены на требующие оплодотворения и партеногенетические (например, зимние и летние яйца дафний). Партеногенез - это не бесполое, а однополое размножение, способ размножения, который показывает нам, что даже у высокодифференцированных животных кажущаяся неразрывной связь между размножением и амфимиксисом может быть разрушена, если того потребуют обстоятельства.

Но если амфимиксис должен был сохраниться у высших животных форм — а мы видели причины, почему так должно быть, — это могло быть осуществлено только посредством одноклеточных зародышей, поскольку амфимиксис по сути представляет собой слияние ядер, и это причина, по которой так называемое "вегетативное" размножение, становится все менее и менее заметным, по крайней мере, у животных, и выше уровня членистоногих исчезает почти полностью.

Давайте теперь вернемся к вопросу, который мы задали в начале — когда и в какой форме амфимиксис впервые появился в мире организмов? Лучший способ ответить на этот вопрос - с помощью наблюдения. Мы должны обратиться к низшим формам, которые сейчас проявляют это, и посмотреть, встречается ли это у них в более простой форме, чтобы мы могли сделать выводы относительно его происхождения и его примитивного значения, поскольку было бы

возможно, *априори*, что это было нечто отличное от того, что есть сейчас у относительно высших организмов, и что изменение функции происходило постепенно.

Несомненно, что весь сложный комплекс приспособлений, который в настоящее время проявляется в конъюгации двух половых клеток у животных и растений, дифференцировке двух видов "сексуально" антагонистичных клеток со всеми их особыми приспособлениями, редукции хромосом, образовании кариокинетического аппарата вместе с центросферами и так далее, не мог возникнуть сразу в результате случайных вариаций, а мог возникнуть только постепенно, шаг за шагом и в результате "бесчисленных внешних и внутренних влияний". Но почему бы этим устройствам, столь сложным в наши дни, не иметь простого начала? Почему бы этому началу не быть простым соединением протоплазматических тел двух безъядерных молекул; за ним, после возникновения ядерных субстанций, следовало объединение этих субстанций и, наконец, после дифференцировки ядра с определенным числом хромосом, с делительным аппаратом, с мембраной и так далее, полный амфимиксис, каким мы его теперь знаем? И сколько переходных этапов нельзя добавить, чтобы заполнить пробелы между этими тремя основными этапами?

Но как много мы можем на самом деле доказать в отношении этих мыслимых предварительных стадий амфимиксиса - это другой вопрос. Если мы сделаем обзор наблюдений, сделанных до сих пор, то сначала столкнемся с несомненно поразительным фактом, что об этом пока известно очень мало, поскольку фактически весь процесс протекает даже в довольно низших формах жизни способом, очень похожим на тот, что наблюдается в высших формах. Было показано, что амфимиксис широко распространен даже среди одноклеточных организмов, но не *существенно* более простым способом, чем среди многоклеточных. Мы видели, что даже у инфузорий с ресничками происходит редуцирующее деление, и из четырех ядер, возникающих в результате двукратного деления исходного ядра, три снова распадаются, и только четвертое путем дальнейшего деления разделяется на мужское и женское пронуклеусы, "которые затем завершают амфимиксис соответствующими проядрами другого животного" (сравните [Рис. 85](#), 4-7, т. i, с. 321). Это, а также существование аппарата деления и хромосом, делает этот процесс ненамного менее сложным, чем оплодотворение высших животных. Аналогичный случай наблюдается даже у гораздо более низших одноклеточных организмов, таких как *Noctiluca* ([рис. 83](#), том i, стр. 317). У этой формы и у ризоподов, правда, редуцирующие деления еще не выявлены, но их наличие у низших водорослей (*Basidiobolus*), и прежде всего у тех простых одноклеточных организмов, которые вызывают малярию, и у их союзников, которые живут в виде "кокцидий" в клетках крови и кишечника животных, заставляет нас ожидать, что они могут оказаться обычным явлением среди одноклеточных.

У кокцидий, которые являются чрезвычайно простыми одноклеточными организмами, снабженными, однако, ядром, адаптации, связанные с амфимиксисом, более обширны и сложны, чем у ризопод. Ибо, в то время как в последнем две конъюгирующие клетки абсолютно одинаковы по внешнему виду, в первом мужская клетка отличается от женской, и действительно, различия столь же заметны, как и те, которые обычно встречаются у многоклеточных животных.

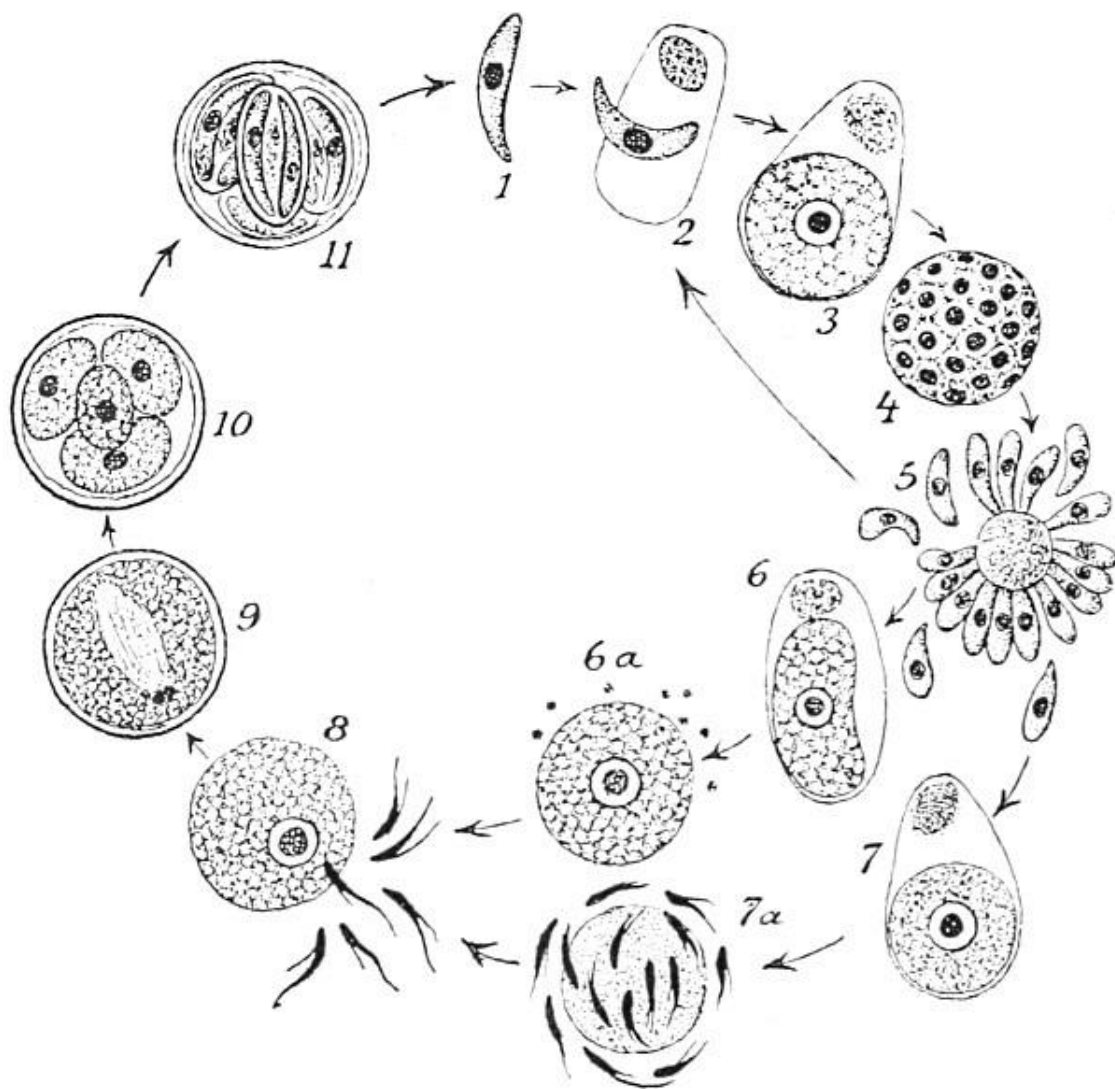


Рис. 121. Жизненный цикл *Coccidium lithobii*, клеточного паразита многоножки *Lithobius*; по Шаудинну. 1 - "спорозоит"; 2 - то же самое, проникающее в эпителиальную клетку кишечника; 3 - то же самое, вырастающее в "шизонту", способного к делению; 4 - то же самое деление и 5 - распад на многочисленные части, которые отделяются от "остаточного тела" в центре и либо, как в 1, мигрируют в эпителиальные клетки и повторяют историю, либо переходим к фазе полового размножения. В последнем случае, после удаления части ядра (редукции) в 6 и 6 а, они образуют "макрогамету" (яйцеклетку); или внутри материнской клетки они продуцируют микрогаметы (или сперматозоиды), 7 и 7 а. Проникновение сперматозоида в яйцеклетку (амфимиксис) показано на рис. 8. Оплодотворенная яйцеклетка (9) становится так называемой ооцистой или постоянной спорой, из которой путем повторного деления (10 и 11) возникают новые спорозоиты, как на рис. 1, и начинают цикл заново.

Нашими нынешними знаниями об этих процессах мы обязаны, в частности, Шубергу, Шаудину и Седлецкому, и из-за их теоретической важности я хотел бы резюмировать основные моменты.

Одна из таких кокцидий живет в клетках кишечника маленькой многоножки, *Lithobius*; на рис. 121 паразит показан как так называемый "спорозоит", то есть как крошечная серповидная клетка, которая сначала свободно перемещается по кишечнику хозяина (1), но затем вскоре

проникает в эпителиальную клетку (2). Там он вырастает до шарообразной формы (3), а затем, пожрав клетку, он дает начало, посредством своеобразного процесса деления (шизогонии), ряду очень мелких кусочков с ядрами, опять же серповидной формы, шизонтам, каждый из которых проникает в эпителиальную клетку, как в 2, и следует тому же пути развития, так что таким образом поражается большое количество клеток в кишечнике одного и того же хозяина. Но есть еще один способ размножения, с которым связан амфимиксис, который непосредственно приводит к образованию "устойчивых" микробов, которые заключены в капсулу или кисту, выходят наружу с экскрементами хозяина и таким образом передают инфекцию другим многоножкам. Шизонты, проходящие этот курс, развиваются в так называемые макро- и микрогаметы, причем первые являются женскими, а вторые - мужскими зародышевыми клетками. Затем следует проникновение мужской гаметы, активно подвижной благодаря своим двум жгутикам, в женскую гамету (8). Амфимиксис завершен, и продукт слияния двух половых клеток (9) окружает себя более тонкой кистой, внутри которой он размножается путем двукратного деления на четыре клетки (10). Это "долговечные" споры, которые могут высыхать в испражнениях многоножки (11), и если они съедены другим животным этого вида, они заражают его, поскольку спорозоиты, образовавшиеся в результате предыдущих делений, выползают наружу и в форме 1 начинают жизненную историю заново.

Таким образом, мы имеем чередование четырех поколений, которые все являются одноклеточными, и из которых одна серия (1-5) демонстрирует размножение путем деления, в то время как другая (6-11) включает, помимо размножения путем деления, и как условие этого, процесс амфимиксиса. Амфимиксис *должен* происходить для того, чтобы в результате могли образоваться "долговечные" споры и новые спорозоиты. Таким образом, мы имеем регулярное чередование "бесполого" и "полового" размножения, и последнее демонстрирует большое сходство с таковым у многоклеточных организмов. Макрогаметы соответствуют яйцеклетке, микрогаметы - сперматозоидам, и они напоминают их также по большому количеству и структуре.

Но сходство идет еще дальше. Яйцеклетка намного больше сперматозоида и претерпевает своего рода сокращение своего ядерного вещества; незадолго до оплодотворения ядро яйцеклетки ("зародышевый пузырь") выходит на поверхность — точно так же, как в случае с яйцеклетками животных, — лопается и выделяет часть своего вещества в форме сферы (рис. 121, 6 и 7). Сокращение ядерного вещества в мужской клетке было продемонстрировано не во всех случаях, но у одной из *литобиев*-кокцидий, *Adelea ovata*, относительно крупная микрогамета (сперматозоид, рис. 122, *Mi*) располагается близко к одному полюсу женской макрогаметы (яйцеклетки), а затем делится два раза подряд, так что возникают четыре маленькие клетки (рис. 122, *A-C*); из них только одна проникает в яйцеклетку -ячейка (*D*, *K*) и объединяется с ней, остальные три сходят на нет (*D*, *Mi*). Какое удивительное сходство имеет это с двойным делением материнского сперматозоида у многоклеточных животных, в результате которого число хромосом уменьшается до половины! В самой конъюгации нитевидные хромосомы женского ядра хорошо узнаваемы, в то время как мужские хромосомы остаются свернутыми (рис. 122, *D*).

То, что ядерное вещество может быть разделено на хромосомы (*ids*) даже у низших одноклеточных организмов, вероятно, было впервые продемонстрировано Р. Хертвигом для *Actinosphaerium*, гелиозона или пресноводной солнечной живности, затем Лаутерборном в отношении диатомовых водорослей, Блохманном для местного ризоподия, *Euglypha*, и

Исикавой для морской *ночницы*. За последнее десятилетие были добавлены новые случаи, так что теперь мы можем сказать, что значительное количество одноклеточных, от инфузорий с ресничками и низших водорослей до кокцидий и диатомовых, демонстрируют зародышевую плазму, состоящую из *ids*. Эти структуры ведут себя так же, как и у высших организмов, и Бергер смог продемонстрировать в 1900 году на примере радиолярии их размножение путем самопроизвольного расщепления.

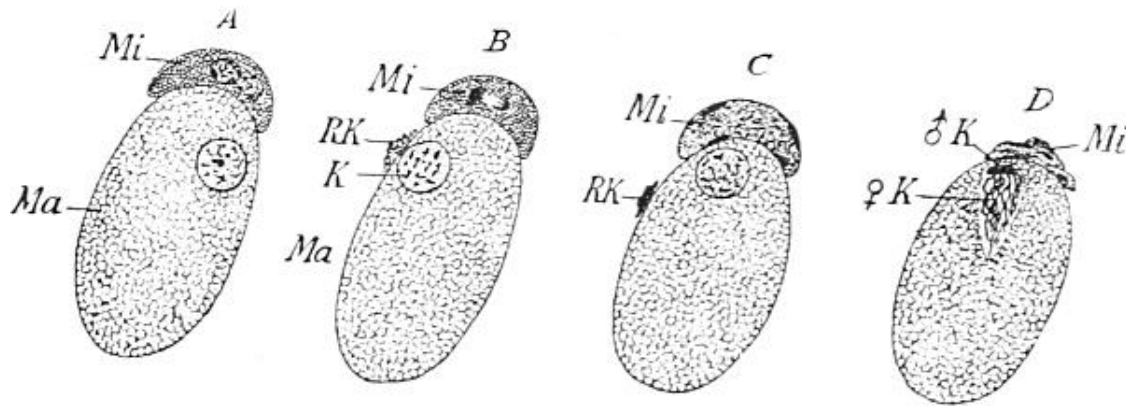


Рис. 122. Конъюгация кокцидии (*Adelea ovata*) по Шаудинну и Седлецки. А, микрогаметы (сперматозоиды) (*Mi*) стали тесно прилегать к макрогаметам (*ma*). В, произведено редукционное деление ядра макрогаметы; *Rk*, направляющие тельца. В микрогамете началось первое деление ядра. С, четыре ядра в микрогамете, три из которых сходят на нет. D, четвертое ядро микрогаметы (*K*) прикрепилось к ядру яйцеклетки, в котором видны отдельные хромосомы.

С нашей точки зрения, все это не может нас удивлять, поскольку все эти организмы, хотя и являются всего лишь одиночными клетками, обладают огромной сложностью строения; нам достаточно вспомнить чрезвычайно тонкую дифференцировку строения у многочисленных инфузорий с ресничками, таких как *стентор*, о котором уже упоминалось, или колокольчатая животинка (*Vorticella*) с ее длинным и своеобразно ресничным пищеводом, ее втягивающимся ресничным диском, ее мышечным или миофановым слоем, ее спирально втягивающимся стеблем с лентовидными, быстро действующая мышечная ось; или правильный геометрически построенный кремнистый скелет радиолярий с их радиально расположенными мечообразными или палочковидными иглами и их сложными переплетающимися решетчатыми раковинами. В последнем случае сложность живой субстанции становится видимой только через ее продукт, оболочку, поскольку сама протоплазма не обнаруживает никакой видимой сложности, и то же самое верно для кокцидий, историю жизни которых мы только что проследили, поскольку на каждой из своих стадий она кажется очень простой по организации, хотя последовательность многочисленных различных форм показывает, что ее зародышевая субстанция должна состоять из многочисленных детерминант.

Однако мы не можем сомневаться, что у всех одноклеточных организмов протоплазма едва ли может быть менее сложной в отношении своей мельчайшей невидимой структуры, поскольку в противном случае было бы невозможно, чтобы тонкие жизненные процессы, которые мы наблюдаем в них, протекали своим чередом. В этом я согласен, по крайней мере в принципе, с уже упомянутой прекрасной картиной, нарисованной Людвигом Зендером в его недавней книге[22], хотя он достиг ее совсем другим путем, а именно, чисто синтетическим методом. Он предпринял смелую попытку построить органический мир снизу, начав с атомов и молекул и

поднимаясь от них к низшим жизненным единицам, нашим биофорам, которым он приписывает трубчатую форму и поэтому называет фистеллами. Он представляет клетку состоящей из большого количества, возможно миллионов, различных видов свищей, из которых одна отвечает за набухание, другая - за эндосмоз, третья - за сокращение, четвертая - за проведение раздражителей и т.д., так что в результате получается высокая степень клеточной сложности, композиция из множества видов биофоров, расположенных по определенному архитектурному плану. Все это полностью соответствует взглядам, которые я так долго отстаивал и которые одни делают понятным существование ядра, если оно состоит — как я предполагаю — по существу из совокупности детерминант, то есть наследственных субстанций. И что такая высокая степень сложности структуры - это не просто причудливая картина, которую мы иногда наблюдаем даже в случае одноклеточных организмов. Так, например, у *Coccidium proprium*, паразитирующего на тритоне (*Тритоне*), макрогамета, или яйцеклетка (рис. 123, *Ma*) перед оплодотворением сперматозоидом, или микрогаметой (рис. 123, *Mu*), окружает себя капсулой, на одном полюсе которой остается крошечное отверстие, микропиль, для входа мужской клетки. Мне кажется, это доказывает, что это конкретное место капсулы определяется наследственностью в такой же степени и столь же определенно, как луч кремневого скелета радиолярии. Но если любое место капсулы может изменяться само по себе, то не могут ли быть наследственно определяемыми и многочисленные другие точки животного? При такой сложности невидимой структуры нас не сильно удивило бы, если бы мы обнаружили, что амфимиксис встречается у всех одноклеточных организмов, причем у многих из них на высоком уровне развития. Эти, по-видимому, низшие и простые организмы, очевидно, очень далеки от того, чтобы быть самыми низшими и простейшими, как мы обнаружим позже в другой связи. Но то, что амфимиксис обнаруживается как периодически повторяющийся процесс даже среди них, должно зависеть от того факта, что и здесь сохранение наиболее адаптированной структуры, а также приспособляемость к новым условиям требуют, чтобы лучшие варианты многих различных частей клетки были сведены воедино, а поскольку наследственная субстанция находится в *ids* ядра, объединение *ids* двух одноклеточных существенно облегчит гармоничную и многостороннюю адаптацию. Таким образом, это даст преимущество в борьбе за существование, и поэтому мы можем ожидать, что ядерное вещество во всех одноклеточных организмах состоит из *id*.

[22] Zehnder, *Die Entstehung des Lebens*, Freiburg-i.-Br., 1899.

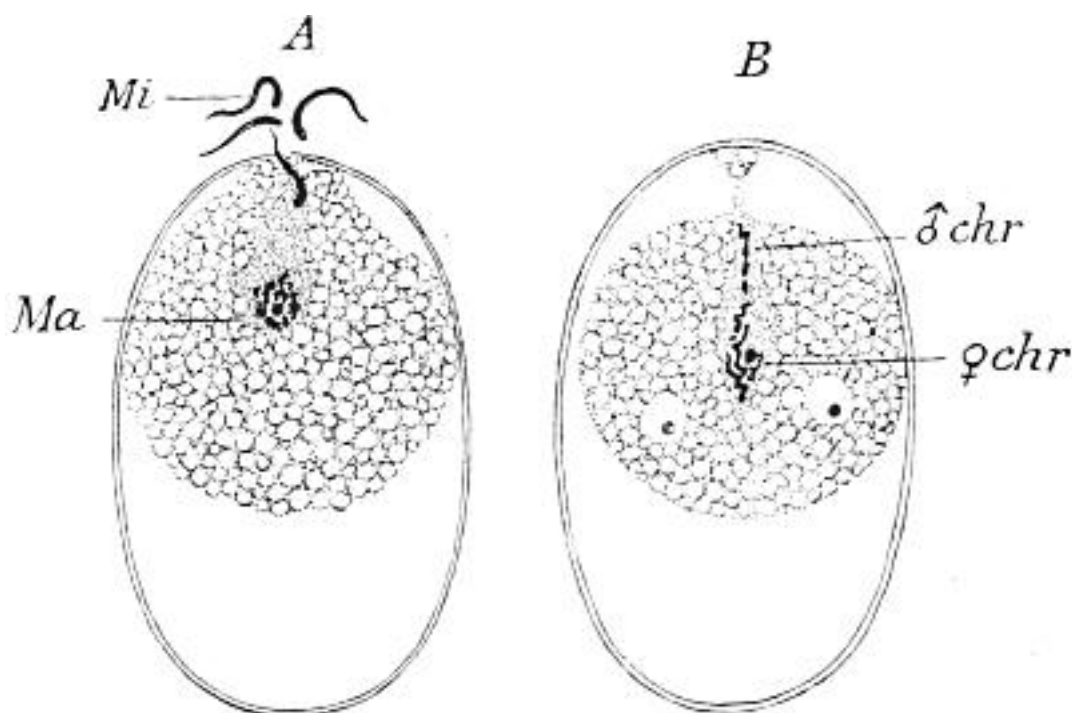


Рис. 123. Конъюгация *Coccidium proprium*, клеточного паразита тритона (*тритона*), по Седлецкому. А, микрогаметы (*Mi*) в процессе проникновения в оболочку макрогаметы (*Ma*) через микропил. В, мужская и женская ядерные составляющие объединяются (δchr и φchr).

Сделанные до сих пор наблюдения, однако, по-видимому, не подтверждают этого, поскольку у низших жгутиковых и водорослей ядерное вещество действительно состоит из хроматина, но — насколько это можно разобрать — из его компактной неорганизованной массы. Но даже при том, что более глубокие исследования должны были успешно продемонстрировать хромосомы во многих из них, ядро должно было возникнуть в какое-то время, и мы должны предположить, что это произошло в результате более тесного объединения ранее разрозненных совокупностей детерминант, которые постепенно были упорядочены и связаны между собой объединяющими силами (аффинитетами), которые мы предполагали получить среди них, таким образом, давая начало первым хромосомам или *ids*, которые были полными сами по себе. Затем произошло умножение этих идентификаторов в процессе деления, и только тогда было достигнуто состояние, из которого мог возникнуть амфимиксис, каким мы его теперь знаем, а именно существование значительного числа идентичных идентификаторов, половину из которых можно было обменять на идентичные идентификаторы другого индивида при сопряжении.

Но что касается нашего вопроса, то у каких организмов амфимиксис впервые возник и как? судя по тому, что мы уже узнали о кокцидиях, у нас мало шансов дать определенный ответ, поскольку, если амфимиксис происходит даже у этих низших организмов, причем происходит таким же образом, как у высших одноклеточных организмов, и ненамного проще, чем у высших многоклеточных организмов, мы можем заключить, что предварительные стадии теперь будет очень трудно или вообще невозможно обнаружить, либо потому, что они вымерли, либо потому, что они встречаются только у ультрамикроскопических организмов.

Тем не менее, по-видимому, существуют предварительные этапы, и это именно те, которые мы должны были бы предположить, если бы были вынуждены строить их теоретически.

Первым явлением такого рода является простое соседство двух или более одноклеточных организмов без слияния. Вероятно, впервые это было замечено Грубером в Амбе, и позже это было теоретически интерпретировано Рамблером. До пятидесяти амб собираются вместе, образуя "гнездо", и остаются близко друг к другу в течение двух недель. Хотя слияния не произошло, и не было никаких видимых результатов этого сопоставления, можно сделать вывод, что животные оказывали какое-то привлекательное воздействие друг на друга, и можно предположить, что какое-то преимущество должно было быть связано с этим состоянием спокойного, близкого расположения друг к другу. Цитотропизм, взаимное притяжение сходных клеток, которое Вильгельм Ру впервые заметил в сегментирующих клетках яйцеклетки лягушки, по-видимому, встречается и у одноклеточных организмов, и это может помочь нам понять, как могло произойти слияние клеточных тел.

Слияние такого рода было продемонстрировано у миксомицетов почти сорок лет назад Де Бари, и совсем недавно оно наблюдалось у различных одноклеточных организмов, особенно у ризопод и гелиозоа. Последние часто располагаются близко друг к другу парами, тройками или даже больше одновременно, и тогда нежные клеточные тела сливаются, хотя слияния ядер не происходит. Мы с Хартогом называем этот процесс "пластогамией", но мы не можем согласиться с этим наблюдателем, когда он считает важность процесса, состоящую в том, что ядра таким образом вступают в контакт со свежим клеточным веществом после того, как они были очень долгое время окружены одной и той же цитоплазмой. Если бы это было следствием амфимиксиса, то имел бы место *обмен ядрами*, а этого мы нигде не находим даже среди низших форм жизни, ибо везде наблюдается объединение ядерной субстанции двух индивидуумов. Но это кстати! Дальнейшие случаи пластогамии наблюдались у многих ризоподов с известковым панцирем. Союз такого рода обычно не приводит к каким-либо видимым последствиям, но у некоторых фораминифер группа молодых животных развивается внутри клеточных тел путем деления ядер и клеточного тела; таким образом, за слиянием следует размножение, как при совершенном амфимиксисе, и поэтому мы можем предположить, что между ними существует причинная связь. У слизистых грибов также объединение нескольких амёба-подобных клеток в многоядерный плазмодий сопровождается позже развитием многочисленных инкапсулированных спор, но только после того, как плазмодий, который изначально микроскопически мал, вырастет до макроскопически видимой сетчатой массы (*Ethalium*), иногда размером в фут. В этом случае гриб, медленно ползущий по своей основе из разлагающегося вещества, забирает из нее питание, и невозможно сказать, дает ли объединение амбул какое-либо дальнейшее преимущество, кроме облегчения распространения по большим неровным поверхностям и, благодаря этому, позже, развития крупных плодовых тел. Но в случае с фораминиферами пластогамия, очевидно, имеет другой эффект, неизвестный и загадочный, который пока никто так и не смог точно определить. Такие слова, как "стимул к росту", "стимуляция метаболизма" и даже "омоложение", не дают представления о том, что происходит, но мы можем и даже должны предположить, что что-то происходит, что при слиянии двух или более одноклеточных возникает стимул, который позже проявляется в увеличении скорости роста, поскольку этот процесс стал постоянным явлением во многих одноклеточных организмах. Выживает только то, что полезно, и объединяющиеся индивиды должны извлечь какую-то выгоду из процесса слияния, и еще предстоит выяснить, сможем ли мы с какой-либо ясностью выяснить, в чем может заключаться это преимущество.

Еще несколько десятилетий назад считалось, что в ходе этого процесса одна особь пожирает другую, но теперь это уже невозможно подтвердить. Если кто-то все еще всерьез считает это возможным, наблюдения Шаудинна убедили бы его в его ошибке, поскольку у *Trichosphærium*, морского многоядерного ризоподия, он наблюдал, с одной стороны, объединение двух или более животных, то есть пластогамию, а с другой стороны, заглатывание и переваривание более мелкого представителя вида одним более крупным — два процесса, которые абсолютно различны, поскольку в первом случае клеточные тела двух животных остаются нетронутыми, в то время как у животного, которое является съеденным, окружается пищевой вакуолью, растворяется и переваривается в ней. В первом случае жизненно важные единицы (биофоры) каждого животного, очевидно, остаются нетронутыми и способными функционировать; во втором случае жизненно важные единицы (биофоры) животного, подвергшегося чрезмерному освоению, сразу растворяются и химически расщепляются; следовательно, как биофоры, они прекращают свое существование. Происходит ли тот или иной процесс, возможно, зависит от того, сильно ли различаются два животных по размеру, так что меньшее может быть полностью окружено большим.

В предыдущей лекции я решительно выразил свое несогласие с точкой зрения, которая интерпретирует амфимиксис как процесс омоложения, подразумевая, таким образом, необходимое обновление жизни, и мне нет необходимости вдаваться в подробности еще раз: то, что метаболизм может продолжаться в течение бесчисленных поколений без искусственной стимуляции — то есть любым другим способом, кроме питания, — доказывается всеми теми низшими организмами, которые не проявляют ни пластогамии, ни полного амфимиксиса, а также возникновением чисто партеногенетического размножения и т. Д. В чем же тогда может заключаться преимущество, которое конъюгирующие одноклеточные организмы извлекают из конъюгации? Очевидно, не в том смысле, что они передают друг другу то, чем каждый уже обладал, а только в том, что сообщают нечто особенное и индивидуальное, нечто, что было свойственно каждому и становится общим для обоих.

Хаберландт полагал, что развитие ауксоспор у диатомовых водорослей указывает на процессы, которые формируют самые глубокие корни амфимиксиса. Как хорошо известно, твердая и неподатливая кремнистая оболочка этих непритязательных водорослей влечет за собой уменьшение численности организма при каждом делении, так что диатомовые водоросли становятся все меньше и меньше по мере своего дальнейшего размножения, и если бы это продолжалось неограниченно, они быстро пришли бы к вымиранию. Но исправление заключается в периодическом спаривании двух организмов, которые уже существенно уменьшились в размерах, и за этим следует рост двух слившихся особей до первоначального нормального размера вида.

Конечно, очевидно, что в этом случае объединение двух организмов, которые стали слишком маленькими, может принести пользу в возвращении их к требуемому нормальному размеру; но это изолированный частный случай, который, безусловно, не оправдывает наше рассмотрение конъюгации как средства, с помощью которого уменьшенный размер тела может быть возвращен к его нормальным пропорциям. Гораздо большее число одноклеточных организмов не уменьшается в размерах постоянно в результате деления, и даже у диатомовых водорослей масса двух сросшихся особей не соответствует нормальному размеру вида, так что даже в этом случае после конъюгации должен произойти рост, прежде чем нормальное значение будет восстановлено. Следовательно, можно усомниться в том, является ли увеличение массы, даже в

приведенном случае, существенным событием в сопряжении, и нет ли других эффектов, которые мы не можем четко распознать. Здесь также должны быть различия между двумя сопряженными индивидуумами, как мы только что видели, ибо, если бы они сообщали друг другу только нечто похожее, результатом было бы увеличение только их массы, но не их качеств.

Хотя мы не можем продемонстрировать различия такого рода в случае низших организмов, с которыми мы сейчас имеем дело, мы можем предположить их существование по аналогии с высшими организмами. Мы знаем, особенно благодаря Г. Ягеру, что у Человека у каждого индивидуума специфический выдох, свой особый запах и что в выделениях его желез существуют неисчислимо мелкие различия в химическом составе, которые оправдывают вывод о том, что живое вещество самих секреторирующих клеток проявляет такие различия, и что все различные виды клеток у индивидуума не абсолютно идентичны соответствующим клеткам другого индивидуума, но что они отличаются от них незначительными, но постоянными химическими различиями. Предположение о том, что различия такого рода существуют даже у одноклеточных и вообще у всех низших организмов, не является просто фантастическим, оно имеет большую вероятность.

Насколько комбинация этих индивидуальных различий химической и в то же время жизненно важной организации способна ускорить, усилить метаболизм, вызвать "физиологическую регенерацию", или как бы мы это ни называли, мы пока не понимаем. Было сказано, что при пластогамии происходит обмен "веществами"; что каждый дает другому вещества, которыми он обладает, а другой испытывает недостаток, и что это вызывает увеличение жизненной энергии. Но маловероятно, что мы имеем здесь дело только с химическими веществами, хотя они, конечно, как материальная основа всех жизненных процессов необходимы; мне кажется более вероятным, что сами жизненные единицы (биофоры) в их специфической индивидуальности должны играть главную роль. Но даже это говорит очень мало, поскольку мы еще не достигли понимания этих процессов, и если бы факт пластогамии не вынудил нас прийти к выводу, что от этого союза должна быть какая-то польза, вряд ли кто-то стал бы постулировать его как полезный, а тем более как необходимый. Конечно, часто высказывалось предположение, что размножение путем деления, если оно продолжается долго, приводит к "истощению", и что это исправляется амфимиксисом, но кто может сказать, почему это "истощение" не может быть устранено, и даже более эффективно, новым запасом топлива, то есть пищи? Можно было бы подумать, что таким образом жизненно важные процессы будут восстановлены легче, чем при совместном действии двух уже "истощенных" клеток. Две измученные лошади, возможно, и смогли бы тащить груз, с которым одна из них уже не справлялась, но в рассматриваемом нами случае приходится нести совокупное бремя двух единиц, хотя каждая из них больше не соответствовала своей доле! Это больше, чем мы можем понять.

Цендер недавно определил эффект амфимиксиса как "усиление способности к адаптации", и он делает вывод, что "пищеварительные свищи" (Биофоры) двух особей, обладающих несколькими разными способностями к перевариванию, при их объединении способны усваивать больше видов пищи, чем любой из них был способен усвоить сам по себе. Но я признаюсь, что не вижу, каким образом одно это могло бы принести пользу для целого, поскольку половина пищеварительных биофоров должна была бы работать на питание массы особи А, другая половина биофоров иного состава - на питание массы особи В, и питательная способность, таким образом, осталась бы точно такой же, какой она была до конъюгации. Тем не менее я считаю, что Цендер был прав в своем предположении, что конъюгация связана с усилением

способности к адаптации, и я долгое время поддерживал и защищал эту интерпретацию в отношении истинного амфимиксиса в организмах с зародышами. В этих случаях совершенно очевидно, что передача свежих идентификаторов в зародышевую плазму подразумевает усиление вариационных тенденций и, следовательно, увеличение силы адаптации. При определенных обстоятельствах это может иметь для особи *прямое* преимущество, возникающее в результате амфимиксиса, но в большинстве случаев преимущество будет лишь косвенным, которое не обязательно может быть очевидным при жизни данной особи, но может стать таковым только в ходе поколений и с помощью отбора. Ибо амфимиксис должен сводить воедино как благоприятные, так и неблагоприятные вариации, и преимущество, которое он имеет для вида, заключается просто в том факте, что последние отсеиваются в борьбе за существование и что при повторении процесса неблагоприятные вариационные тенденции постепенно все более и более полностью устраняются из зародышевой плазмы вида.

Но это не могло быть основной причиной введения амфимиксиса в ряд жизненных явлений; причину этого следует искать в каком-то *прямом* преимуществе, таком как то, что он улучшал и увеличивал ассимилирующую способность, рост и размножение конкретного индивидуума, так что он получал преимущество перед индивидуумами, которые не вступали в спаривание. Это преимущество должно существовать, по крайней мере, в низших формах конъюгации, в чистой пластоигре, то есть в простом слиянии протоплазматических телец. Но, как мне кажется, мы еще четко не осознали, в чем именно заключается преимущество; мы еще не видим, как такое смешивание или комбинация двух плазм должна каждый раз приносить пользу объединенному конъюгату. Если мы вместе с Зендером предположим, что объединены два вида "питательных" биофоров, которые незначительно отличаются друг от друга по переваривающей способности, то могут иметь место три случая. Либо пища *a*, подходящая для животного *A*, столь же обильна, как пища *b*, подходящая для животного *B*, и тогда половина конъюгируемого животного будет питаться с помощью биофоров *a*, другая половина - с помощью биофоров *b*, и положение дел останется таким же, как было до конъюгации; или пища *b* обильнее пищи *a*, или наоборот, и тогда конъюгируемое животное будет питаться с помощью биофоров. биофоры *b* должны будут принимать большую долю в питании конъюгата $A + B$, и поэтому они будут размножаться быстрее, а количество биофоров *a* относительно уменьшится. Затем питание и рост некоторое время будут идти медленнее, но вскоре достигнут своей прежней интенсивности.

Объединенная особь $A + B$ тогда, безусловно, получила преимущество перед изолированным животным *A*, и живая субстанция *A*, которая, если бы ее предоставили самой себе, вероятно, погибла бы, может продолжать жить в сочетании с *B*. Но в этом случае не очевидно, в чем может заключаться преимущество союза, насколько это касается *B*. Преимущество перед *B* возникает только в том случае, если имеется комбинация не только *одного* вида биофора, но и нескольких или многих видов биофоров. Если, например, *A*, пищеварительные биофоры которого были слабыми, привнесли в партнерство "секреторные" или нервные биофоры, более сильные, чем у *B*, то в комбинации было бы преимущество для обоих, и именно таким образом я тем временем интерпретирую прямую выгоду, которая является результатом чистой пластогамии. Это преимущество должно быть тем более важным и далеко идущим, чем дольше продолжается размножение путем деления без возникновения конъюгации.

Таким образом, мы приходим к, возможно, не совсем неудовлетворительной концепции амфимиксиса, по крайней мере, в той мере, в какой нам не требуется предполагать, что произошло фундаментальное изменение в его значении между его выражением у низших организмов и у высших и даже наивысших форм. Везде это одно и то же преимущество:

увеличение способности к адаптации; но иногда оно находит выражение непосредственно в продукте конъюгации, иногда лишь косвенно, рано или поздно, среди потомков продукта.

Насколько далеко простирается чистая пластогамия миксомицетов, мы не знаем; встречается ли она также среди организмов без ядра (монера Геккеля), мы не можем сказать по опыту, поскольку эти предполагаемые организмы еще не были с уверенностью обнаружены. Возможно, все они лежат за пределами видимости, и тогда мы могли бы только *предположить* что между ними происходят пластогамические процессы. Логически и чисто теоретически мы можем *предположить*, что амфимиксис произошел сначала между плазматическими телами безъядерной монеры, затем между телами настоящих клеток и, наконец, между ядрами клеток.

Давайте твердо придерживаться того, что мы сочли вероятным, а именно, что слияние индивидуально различных простых организмов должно или может привести к прямому преимуществу — стимуляции метаболизма и в то же время улучшению конституции в различных направлениях, и давайте перейдем к рассмотрению слияния клеток в сочетании с ядерным синтезом, или полного амфимиксиса. К этому добавляется нечто такое, что мы можем признать важным преимуществом, а именно комбинацию двух наследственных субстанций и, таким образом, объединение двух вариационных комплексов, что, по нашему мнению, необходимо для того, чтобы произошла видовая трансформация. При простой пластогамии такое объединение двух наследственных масс могло иметь место только у монер, а не у зародышевых организмов. Если тогда действительно существуют одноклеточные организмы, которые демонстрируют пластогамию без кариогамии (определенные фораминиферы), у нас есть еще одно доказательство того, что эти процессы слияния плазмы подразумевают прямое преимущество, отличное от косвенного преимущества, заключающегося в смешении двух различных наследственных вкладов, поскольку в этих случаях пластогамии нет очевидного смешения наследственных тел, нет кариогамии.

Но как только кариогамия или ядерный синтез были связаны с простой пластогамией, полный амфимиксис уже никогда не мог быть утрачен, потому что только он делал возможным гармоничную трансформацию и адаптацию в организмах, которые становились все более сложными; первичный эффект смешения был бы все более и более превзойден, поскольку без амфимиксиса трансмутация с гармоничной адаптацией во всех направлениях была бы все менее и менее возможной по мере усложнения структуры организмов. Я уже упоминал о многочисленных деталях в структуре и развитии низших организмов, которые делают этот вывод для нас очевидным, но мы также можем сделать вывод о необходимости непрерывно активного отбора из совершенно другого набора фактов, а именно из того, что мы знаем о рудиментарных органах человека.

Мы можем рассматривать человечество как вид, у которого есть свои локальные расы и подрасы, но который неизменен в своих существенных признаках и лишь колеблется туда-сюда в индивидуальных вариациях в каждой подрасе, точно так же, как любое другое современное млекопитающее, такое как сурок или заяц. Тем не менее мы знаем, что Человек в том, что касается определенных довольно многочисленных частей тела, постоянно и упорно изменяется в определенном направлении. Видерсхайм в своей книге *О строении человека*[\[23\]](#) перечисляет длинный ряд частей и органов человеческого тела, которые находятся в процессе постепенной дегенерации, и можно предсказать, что они исчезнут из структуры человека, поскольку утратили функциональное значение. Среди этих сокращающихся структур - два

последних ребра, одиннадцатое и двенадцатое, в то время как тринадцатое уже исчезло и встречается лишь в виде небольшого рудимента у современного взрослого человека. В этот ряд входят также седьмое шейное ребро, *центральная часть* запястья, зубы мудрости и червеобразный отросток кишечника. Последний намного крупнее у многих млекопитающих и представляет собой важную часть пищеварительного аппарата, но у человека он сократился до неважного придатка, который является источником опасности, когда в нем оседают инородные тела (вишневые косточки и тому подобное) и вызывают воспаление. Различия в его длине позволяют нам заключить, что он все еще находится в процессе дегенерации; его средняя длина составляет около 8½ см, но по длине он варьируется от 2 см до 23 см и составляет примерно 25%. в некоторых случаях может наблюдаться частичное или полное закрытие его отверстия в кишечнике.

[23] *Ueber den Bau des Menschen*, 2nd ed., Freiburg-i.-Br., 1893. Пер. Лондон, 1896.

Видерсхайм перечисляет почти сотню частей, находящихся, таким образом, в процессе вырождения: это означает, что почти сотня структур у Человека в настоящее время находятся в процессе вариации, и этого не могло бы быть, если бы амфимиксис постоянно не смешивал наследственные вклады заново от поколения к поколению, так что минус-вариации рассматриваемых частей, начиная с зародышевой плазмы, в которой они возникли когда-то как случайные вариации, и подтверждая их направление посредством зародышевого отбора, постепенно передаются всей зародышевой плазме вида. Таким образом, мы видим, что даже в период видовой жизни, который мы можем справедливо назвать периодом постоянства, постоянно происходят изменения филетического рода, которые не могли бы стать всеобщими без участия амфимиксиса.

Итак, мы уже видели, что личный отбор не играет никакой роли или, по крайней мере, не играет важной роли в таких дегенерациях, потому что вариации, о которых здесь идет речь, обычно не достигают селекционной ценности, но именно такие вариации, протекающие с бесконечной медленностью, происходят и в функционально важных органах аналогичным образом, и в прогрессивном развитии которых личный отбор и взаимная адаптация, вероятно, играют определенную роль, так что таким образом мы можем понять, почему должно быть осуществлено сохранение амфигонии естественным отбором. Невозможно — по очевидным причинам — с уверенностью назвать конкретные примеры, как мы можем сделать в случае с рудиментарными органами, но даже исходя из общих соображений, мы могли бы ожидать, что среди зарождающихся вариаций детерминант зародышевой плазмы будут некоторые, которые имеют восходящее направление, и что среди них будут некоторые, которые, продвигаемые зародышевым отбором, будут продолжать восходить, пока не достигнут селекционной ценности. Видерсхайм считает, например, постепенно увеличивающуюся дифференцировку кортикальной зоны человеческого мозга среди частей, которые все еще находятся в процессе возрастающей вариации, и, вероятно, он прав, поступая так.

Но если вариации, настолько медленные, что их невозможно заметить, все еще широко распространены у человека, у нас нет оснований сомневаться, что аналогичные процессы происходят и у других животных; по крайней мере, среди высших позвоночных вряд ли найдется вид, который даже сейчас не проявляет регрессивных вариаций, и во многих случаях также происходят прогрессивные вариации, хотя мы не можем привести определенных доказательств этого.

Видимость неподвижности, которой обладает большинство видов, следовательно, иллюзорна; в действительности они демонстрируют медленное изменение, постепенно откладывая излишки, полученные от своих предков, совершенствуя важные части для более точной адаптации и большей функциональной способности, и в то же время стараясь поддерживать все части в постоянной гармонии. Мы можем понять, что до тех пор, пока продолжается этот процесс постепенного совершенствования, от амфимиксиса нелегко будет отказаться. Те, кто сохраняет его, всегда должны, в долгосрочной перспективе, иметь предпочтение. Более того, как мы видели, от него *нельзя отказаться*, когда он существовал в течение эонов, из-за силы постоянства, которую зародышевая плазма постепенно приобрела в ходе такой долгой наследственной последовательности. От него можно было бы отказаться только в том случае, если бы отказ от него был связан с преимуществом, решающим для выживания, что фактически можно распознать в большинстве случаев партеногенеза, по крайней мере, среди животных.

На мой взгляд, этот косвенный эффект амфимиксиса, то есть увеличение возможностей адаптации за счет новых комбинаций индивидуальных вариационных тенденций, является основным, в то время как прямое питательное воздействие двух зародышевых клеток друг на друга является весьма второстепенным. В этом мнении я нахожусь в оппозиции к взглядам многих, если не большинства натуралистов, которые предполагают, что амфимиксис оказывает прямое, иногда, действительно, только прямое воздействие, и полагают, что они могут доказать это фактами.

В поддержку этой позиции указывалось, что аллогамия, то есть смешение особей разного происхождения, происходит даже среди одноклеточных низшего уровня, а затем и выше среди большинства организмов; но вопрос не задавался, действительно ли это взаимное притяжение непохожести выражает первичную характеристику организмов и не может ли быть вторичным приобретением, приспособленным для обеспечения возникновения амфимиксиса. Если мы проанализируем факты, то обнаружим, что даже у низших водорослей, таких как *Pandorina* и *Ulothrix*, конъюгируются друг с другом только мигрирующие клетки или роевые споры различных клеточных колоний, но не споры одной линии, и это явление можно наблюдать у многих одноклеточных растений и животных. Исходя из этого, мы вправе заключить, что довольно большая степень различия между спаривающимися гаметам обеспечивает наилучшие результаты, независимо от того, следует ли искать этот результат в "омоложении" или в повышенной адаптивной способности; но ошибочно рассматривать более сильное притяжение между особями разного происхождения как прямой результат этого. По крайней мере, мне кажется, что это адаптивное устройство. Вся долгая и сложная филогенетическая история половых клеток, гамет, ясно показывает, что здесь мы имеем дело с последовательностью адаптаций и что степень притяжения, возникающая между гаметам, постепенно возрастала и специализировалась в ходе филогенеза. Мне нужно лишь вкратце напомнить то, что мы обсуждали в предыдущей лекции, что сначала совокупляющиеся клетки были совершенно одинаковыми по внешнему виду и размеру, что затем один вид клеток стал несколько крупнее другого, и что взаимно привлекательными были только гаметы, которые таким образом различались по размеру, микрогаметы и макрогаметы, или мужские и женские половые клетки; мы видели, что эти различия между ними становились все более и более выраженными, что женская клетка продолжала расти крупнее мужской и накапливать все больше и больше питательного материала для формирования молодого организма. организм, который возникает в результате его соединения с мужской клеткой, и что мужские клетки стали меньше, но более многочисленными, что было необходимо для того, чтобы их шансы найти

часто удаленную женскую клетку не исчезли полностью. И, кроме того, существуют все бесчисленные приспособления яйцеклетки к бесчисленным особым условиям, которые возникают в различных группах, и бесчисленные разновидности сперматозоида со всеми его тонкими и сложными приспособлениями к особым условиям, при которых яйцеклетка может быть получена и оплодотворена в той или иной группе организмов. По правде говоря, бесполезно помогать тому, кто не смотрит с удивлением и восхищением на приспособления, которые были выработаны в этой связи в ходе эволюции! Но если все эти детали являются адаптациями, то это начало всего процесса дифференцировки; аллогамия, притяжение спаривающихся клеток разного происхождения, не является первичным результатом индивидуального разнообразия; гаметы разного происхождения сами по себе не сильно притягивали друг друга, но они были наделены мощной силой взаимного притяжения, потому что союз очень разных индивидуальностей был более выгодным.

Это важное различие, поскольку адаптация к аллогамии широко распространена, и ее последние проявления часто неправильно понимались так же, как и ее начало. Широкое распространение аллогамии было истолковано как свидетельство в пользу теории омоложения, а стремление Природы обеспечить союз непохожих было связано с гипотетической "омолаживающей" силой амфимиксиса и рассматривалось как прямой и неизбежный результат этого. То, что эта точка зрения ошибочна, мы увидим еще яснее из дальнейшего.

Как среди одноклеточных водорослей часто конъюгируются только гаметы разного происхождения, так и среди животных и растений известны многочисленные случаи, когда объединение близкородственных гамет более или менее строго исключается как путем предотвращения самооплодотворения (автогамии) у гермафродитов, так и путем предотвращения инбридинга, то есть продолжения спаривания ближайших родственников. Все профилактические меры, которые приводят к этому, имеют вторичную природу; они являются адаптациями, которые являются результатом преимуществ, связанных со смешиванием неродственных зародышевых плазм, хотя иногда кажется, что они являются результатом первичной природы зародышевых клеток.

Основным результатом взаимного химического воздействия двух зародышевых клеток друг на друга является — помимо импульса к развитию, который обеспечивает центросфера сперматозоида, - насколько я вижу, только более благоприятное или более неблагоприятное смешение биофорных- или детерминантных-вариантов и возникающее в результате увеличение или уменьшение адаптивной способности, что приводит к лучшему развитию потомства или, наоборот, к его дегенерации. Все остальное вторично и зависит от адаптации, осуществляемой самыми разнообразными способами, чтобы обеспечить наиболее благоприятное смешение зародышевой плазмы для данного конкретного вида. Несомненно, родительские *id*, объединенные посредством амфимиксиса, оказывают влияние друг на друга, поскольку на протяжении всего построения организма ребенка гомологичные детерминанты борются друг с другом за пищу, но они не влияют друг на друга так, как предполагают многие известные авторы в области физиологии и медицины, а именно, что объединение родительской зародышевой плазмы создает "формирующий стимул", который "продвигает" или даже "сильно ускоряет" процесс развития яйцеклетки.

Партеногенетическое развитие происходит так же быстро, иногда даже быстрее, чем у оплодотворенных яйцеклеток того же вида! Как можно в данном случае полностью отказаться от предполагаемого "формирующего стимула"?

Конечно, я хорошо знаю, что два вида зародышевых клеток испытывают сильное притяжение друг к другу и что протоплазма яйцеклетки действительно демонстрирует дрожащее движение, когда сперматозоид проникает через микропил. Я сам наблюдал это в случае миноги (*Petromyzon*), когда Калберла начал свои исследования по оплодотворению этого животного, но имеет ли это какое-либо отношение к формирующему стимулу? Является ли это чем-то большим, чем результатом хемотаксического стимула, оказываемого веществом яйцеклетки на вещество сперматозоида и наоборот? И есть ли у нас какие-либо основания видеть в этом нечто большее, чем приспособление половых клеток к необходимости взаимного обнаружения друг друга и последующего объединения? В этой связи часто путают друг с другом две совершенно разные вещи: взаимное притяжение двух видов половых клеток, которое стремится обеспечить их союз, и результаты этого союза. Необходимо более точное различие между последствиями и преимуществами, которые приносит аллогамия, и средствами, с помощью которых она обеспечивается у различных видов.

Если амфимиксис действительно запускал "формирующий" стимул, и если его количество регулировалось различиями между двумя родительскими зародышевыми плазмами, то партеногенез, который подразумевает полное отсутствие смешивания двух родительских клеток, обязательно был бы еще менее выгодным, чем амфимиксис между ближайшими родственниками; но это не так. Продолжающийся инбридинг во многих случаях приводит к вырождению потомства и, в частности, к снижению фертильности и даже к полному бесплодию. Таким образом, в моих длительных экспериментах по разведению белых мышей, которые позже были продолжены Г. фон Гуайтой, строгий инбридинг, осуществлявшийся на протяжении двадцати девяти поколений, привел к постепенному снижению плодовитости, и аналогичные наблюдения были сделаны Ритцемой Бос и другими. Но почему то же самое не происходит при чистом партеногенезе? Мои эксперименты по разведению партеногенетических остракодов (*Cypris reptans*) показывают, что эти ракообразные в течение восьмидесяти поколений, которые я наблюдал до настоящего времени[24], ничуть не утратили своей плодовитости и жизненной силы; и то же самое верно в отношении свободной природы розовой желчной осы (*Rhodites rosæ*), которая обладает наибольшей плодовитостью, несмотря на свое чисто партеногенетическое размножение, самки которого нередко откладывают сотню яиц в одном бутоне. Как случилось, что "взаимное влияние двух различных наследственных субстанций, которое так сильно способствует индивидуальному развитию", может быть здесь полностью исключено? Только потому, что на самом деле этого не существует, разве что в воображении моих оппонентов, все еще находящихся под влиянием старой динамической теории оплодотворения.

[24] Выращивание культур было начато в 1884 году и продолжается до сих пор (6 марта 1902 г.), размножаясь так же обильно, как и в самом начале. Я считаю, что в среднем за год сменяется пять поколений, что означает около восьмидесяти поколений за шестнадцать лет.

Но можно спросить, откуда берутся вредные результаты инбридинга, если не от объединения двух почти родственных зародышевых плазм? Они, безусловно, возникают по этой причине, но

это происходит не из-за "формирующего стимула", в данном случае *слишком слабого*, оказывающего прямое формирующее химическое воздействие на два наследственных вещества, а из-за косвенных влияний, оказываемых этими *слишком сходными* наследственными вкладами во время развития нового индивидуума. Чтобы не подумали, что я выступаю против ветряных мельниц, я сошлюсь на один из многочисленных примеров пагубных последствий инбридинга, которые были представлены мне как специально подтверждающие концепцию амфимиксиса как "формирующего стимула", сила которого зависит от разницы между зародышевыми субстанциями. Известный заводчик Натузиус позволил потомству свиноматки крупной йоркширской породы, импортированной из Англии в молодом возрасте, размножаться путем инбридинга в течение трех поколений. Результат был неблагоприятным, так как молодняк отличался слабым телосложением и не отличался плодовитостью. Например, одна из последних самок в паре со своим собственным дядей, которая, как известно, была плодовита со свиноматками другой породы, произвела помет из шести особей, а второй помет - из пяти слабых поросят. Но когда Натузиус спарил ту же самую свиноматку с хряком мелкой черной породы, от которого при спаривании со свиноматками его собственной породы родилось от семи до девяти детенышей, свиноматка крупной йоркширской породы произвела в первом помете двадцать одного, а во втором восемнадцать поросят.

Как могло это действительно заметное различие в фертильности рассматриваемой свиноматки быть результатом формирующего стимула, оказываемого сперматозоидами неродственного хряка на яйцеклетки самки животного? Если бы потомство свиноматки было более плодовитым, чем она сама, тогда у нас было бы, по крайней мере, логически оправданное заключение, что это так, но непонятно, почему яйцеклетки этой свиноматки-матери должны были увеличиться в два или три раза, потому что они были оплодотворены новым видом сперматозоидов, когда они выскользнули из яичника. Количество яйцеклеток, которые высвобождаются из яичника, зависит в первую очередь от количества содержащихся в нем зрелых яйцеклеток; и если мы не хотим сделать крайне невероятное предположение, что скрещивание с чужим кабаном привело к немедленному созреванию большого количества яйцеклеток, мы должны искать причину этой внезапной плодовитости не в яичнике животного, а в другом месте, возможно, в случайных обстоятельствах, о которых мы не знаем и которые иногда делают яичник более продуктивным, возможно, однако, в том факте, что инбридинг мог вызвать различные незначительные структурные изменения в яичнике животного. животное, и среди них некоторые, которые затрудняли оплодотворение обильно произведенных яйцеклеток спермой родственного кабана и приводили к более частым неудачам. Как легко понять, я не могу сказать ничего определенного по этому вопросу, но мы знаем, что очень незначительные изменения в сперматозоидах или яйцеклетке могут затруднить оплодотворение или даже предотвратить его. Мне нужно только напомнить вам об интересных экспериментах по гибридизации, которые Пфлюгер и Борн провели с батрахианами почти тридцать лет назад и которые показали, что у двух почти родственных видов лягушек яйцеклетки вида А часто оплодотворялись сперматозоидами вида В, но не наоборот, яйцеклетки вида В - сперматозоидами А. Так обстоит дело, например, с зеленой съедобной лягушкой (*Rana esculenta*) и коричневой травяной лягушкой (*Rana fusca*), и причина этого кроется в том, что яйцеклетки вида А часто оплодотворяются сперматозоидами вида А. одно из этих различий в эффективности сперматозоидов заключается просто в "грубых механических условиях", в ширине микропиля яйцеклетки и толщине головки сперматозоида. Если каждый вид обладает микропилем, ширина которого точно достаточна для прохождения сперматозоидов его собственного вида, то

другой вид сможет оплодотворить эти яйцеклетки только в том случае, если головка его сперматозоида будет не больше, чем у первого вида. Таким образом, как показал эксперимент, сперматозоиды *Rana fusca* оплодотворяют яйцеклетки почти всех других родственных видов, поскольку у них самая тонкая головка и в то же время она очень заостренная. Следовательно, в данном случае оплодотворение может произойти или нет, зависит от микроскопической структуры яйцеклетки, и мы можем предположить, что аналогичные или, возможно, другие незначительные вариации имели место в яйцеклетках у свиноматки Натузиуса, и что они затрудняли оплодотворение сперматозоидами хряков того же семейства. Эти вариации, возможно, возникли в результате продолжающегося инбридинга, потому что одни и те же id постоянно объединялись в оплодотворенных яйцеклетках, и, таким образом, любые неблагоприятные направления вариаций, которые существовали, усиливались.

Мне кажется, что только таким образом можно объяснить пагубный эффект инбридинга. Идентичные id обоих родителей встречаются в оплодотворенной яйцеклетке в большем количестве, чем дольше продолжается инбридинг, поскольку при созревании каждой зародышевой клетки количество различных id уменьшается на несколько единиц, и поэтому их количество должно постепенно уменьшаться, и вполне возможно, что в конечном итоге это может привести к одному виду id, то есть зародышевая плазма может тогда полностью состоять из идентичных id. Если случайные вариации определенных детерминант в неблагоприятных направлениях происходят в некоторых id, составляющих зародышевую плазму, они объединяются в потомстве как с материнской, так и с отцовской стороны, и будут проявляться во все большем числе id, чем дольше продолжается инбридинг, то есть тем меньше становится число различных id. Следовательно, сохраняется неблагоприятная вариативная тенденция, и ее влияние на развитие нового потомка будет тем больше, чем больше число идентичных идентификаторов с этими неблагоприятными вариациями. Очевидно, что скрещивание животного, которое таким образом, так сказать, слегка дегенерирует, с членом неродственного семейства должно немедленно оказать благоприятное воздействие на потомков, поскольку таким образом во внутрибредную зародышевую плазму, ставшую слишком однообразной, внедряются совершенно другие id с другими вариациями их детерминант.

Из этой теоретической интерпретации вредных последствий инбридинга мы можем сразу заключить, что не каждое инбридинговое скрещивание обязательно влечет за собой дегенерацию, поскольку возникновение неблагоприятных вариационных тенденций в зародышевой плазме предполагается как отправная точка дегенерации, и если их нет, то и дегенерации быть не может. Это согласуется с тем фактом, что, как наблюдается, пагубные последствия инбридинга *сильно различаются по величине и могут вообще не проявляться*. Но они наиболее выражены у пород, искусственно выведенных человеком, которые долгое время находились в неестественных, непосредственно влияющих условиях, а также удалены от очищающего влияния естественного отбора. Следовательно, в таких случаях существует большая вероятность возникновения различных неблагоприятных вариационных тенденций в определяющих факторах.

Но как нам понять тот факт, что чистый партеногенез может продолжаться в течение бесчисленных поколений, и при этом не наступает дегенерация? Я верю очень просто. И в этом случае те же id, которые были присущи матери расы, содержатся в потомках, но их число не уменьшается, поскольку при чистом и нормальном партеногенезе, таком как у *Cypris reptans*, второго созревающего деления яйцеклетки не происходит, и это именно ядерное деление

приводит к редукции. Кроме того, введение идентичных идентификаторов, которое должно иметь место в случае инбридинга при каждом амфимиксисе, не происходит, и, что, безусловно, имеет большое значение, все эти случаи относятся к старым видам, живущим в естественных условиях — тех же условиях, в которых они жили как амфигонные виды, а не к вновь образованным породам в искусственных условиях, как, вероятно, всегда имело место в экспериментах по инбридингу.

Верно, что даже у старых видов, живущих в естественном состоянии, в зародышевой плазме могут возникать неблагоприятные вариации, которые могут продолжать увеличиваться в ходе чисто партеногенетического размножения, поскольку id с неблагоприятно изменяющимися детерминантами больше не будут устраняться посредством редуцирующего деления. Но те особи, у которых неблагоприятная вариационная тенденция возрастает до тех пор, пока не достигнет селекционной ценности, будут подвергнуты отбору и будут постепенно элиминированы; действительно, отсев неполноценных особей здесь будет более решительным, чем при амфигонии, потому что в этом случае все потомство от одной матери почти одинаково, так что все потомство уничтожается, если мать отличается неблагоприятно.

С другой стороны, трансформация в благоприятном направлении, приспособление к новым условиям жизни, по крайней мере, в той мере, в какой это подразумевает одновременное изменение и гармоничную коадаптацию многих частей, не могут, насколько я могу судить, быть осуществлены в ходе чисто партеногенетического размножения, равно как и дегенерация сложных частей, ставших излишними. Ибо оба эти изменения, на мой взгляд, требуют, чтобы идентификаторы зародышевой плазмы часто смешивались заново, поскольку без этого не может быть гармоничной перестройки сложных структур, равно как и не может наступить равномерная дегенерация, затрагивающая все части. В качестве примера этого последнего случая мы можем взять тот орган, который перестал функционировать у чисто партеногенетических видов остракод, когда прекратилось амфигонное размножение, — карман для спермы, или вместилище самки. Все эти виды все еще обладают неизменным семенным вместилищем, большим грушевидным пузырем с длинным, узким, спирально свернутым входным протоком, очень хорошо приспособленным для того, чтобы позволить огромным сперматозоидам самцов проникать внутрь поодиночке и располагаться внутри вместилища бок о бок в самом красивом порядке, подобно длинной ленте, и, наконец, снова поодиночке мигрировать наружу для оплодотворения освобожденных яйцеклеток. Однако у *Cypris reptans* и нескольких других видов ни в одном из тщательно обысканных мест не было обнаружено самцов, а вместилище самок всегда оказывается пустым. Тем не менее, в нем нет и намека на дегенерацию. Вполне возможно, что, как и у *Apus cancriformis*, имеющего схожий образ жизни, самцы вымерли в большинстве колоний этих видов, но, тем не менее, они время от времени встречаются то тут, то там в районе обитания вида, и если это окажется так, это подтвердит вывод, который весьма вероятен по другим основаниям, что чистый партеногенез этих видов долгое время не существовал в большинстве мест их обитания, говоря филогенетически. По этой причине мы не должны переоценивать значение полной персистенции вместилища даже при исключительно партеногенетическом размножении. Это доказывает, однако, что дегенерация избыточного органа не обязательно наступает даже через сотни поколений, и этот факт, безусловно, подтверждает точку зрения о том, что именно "случайные" зародышевые вариации дают импульс к дегенерации. Они сначала индуцируют вариацию на пониженную ступень посредством зародышевого отбора, и это, если касается органа, не имеющего значения для выживания вида, не тормозится в его развитии личным отбором. Произошла бы

дегенерация вместилища у этих партеногенетических видов, если бы они сохранили хотя бы периодическое половое размножение, как это фактически имеет место в поколениях попеременно партеногенетических и размножающихся половым путем тлей, мы не можем решить, поскольку ни в том, ни в другом случае мы ничего не знаем о продолжительности преобладания партеногенеза среди них, и у нас нет никакого метода вычисления числа поколений, которые должны пройти, прежде чем лишний орган начнет колебаться. Мы знаем только, что партеногенетические поколения тлей больше не обладают вместилищем, в то время как другие формы с чередующимся двуполым и партеногенетическим способами размножения, которые в этом отношении, возможно, более современны, например, некоторые галлоосы, обладают сосудом, подобным сосуду остракод.

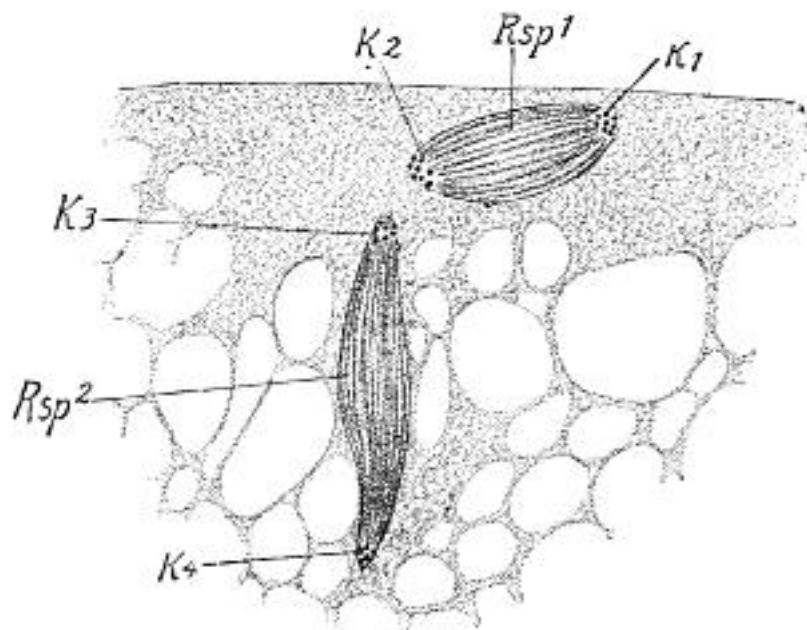


Рис. 79 (повторяется). Две стадии созревания "трутневых яиц" (неоплодотворенных яйцеклеток) пчелы, по Петрункевичу. *Rsp 1*, первый направляющий шпиндель. *K 1* и *K 2*, два дочерних ядра одного и того же. *Rsp 2*, второй направляющий шпиндель. *K 3* и *K 4*, два дочерних ядра. На следующей стадии *K 2* и *K 3* объединяются, образуя примитивное половое ядро. Сильно увеличенный.

Я должен сослаться на еще один случай партеногенеза, поскольку до сих пор он считался сложной головоломкой для теории зародышевой плазмы и только недавно нашел свое решение, я имею в виду факультативный партеногенез пчелиной матки. Поскольку "мужские" яйца пчелы остаются неоплодотворенными и, тем не менее, подвергаются двум сокращающимся делениям, что должно уменьшить количество *ids* в ядре яйцеклетки наполовину, количество *ids* в зародышевой плазме пчелы должно неуклонно уменьшаться, и поэтому такое положение вещей было расценено некоторыми английскими биологами как убедительное доказательство несостоятельности концепции *ids* и всей теории зародышевой плазмы. По-видимому, это действительно противоречит теории, и мы должны выяснить, является ли противоречие просто *кажущимся*, которое исчезает, когда факты становятся более точно известны. Главным образом на этом основании я инициировал исследования, проведенные доктором Петрункевичем, о результатах которых я уже частично сообщал в предыдущей лекции. Эти результаты подтвердили предыдущие выводы о том, что "мужские"

яйца пчелиной матки остаются неоплодотворенными, что происходит два сокращающихся деления и что, как следствие, ядро яйцеклетки содержит только половину нормального числа хромосом. То, что они снова увеличиваются при делении до нормального числа, не спасает теорию, поскольку таким образом могут возникать только *идентичные* идентификаторы, в то время как значение множественности идентификаторов заключается главным образом в их различии. Сокращение вдвое числа ids в каждой "мужской" яйцеклетке обязательно привело бы, если не к постоянному уменьшению числа ids, то, по крайней мере, к монотонности зародышевой плазмы, поскольку количество *различных* ids неуклонно уменьшалось бы, а количество *идентичных* ids неуклонно увеличивалось. Это тоже противоречило бы теории. Но исследования доктора Петрункевича показали, что из четырех ядер, образованных двумя редуцирующими делениями, два средних (рис. 79, K 2 и K 3) рекомбинируют друг с другом и сливаются в единое ядро, и что из этого копулятивного ядра в ходе развития возникают примитивные зародышевые клетки эмбриона. Теперь все ID, которые изначально присутствовали в ядре незрелой яйцеклетки, могут воссоединиться в этом "полярном ядре совокупления", если два ядра K 2 и K 3, повернутые друг к другу на рис. 79, содержат разные id. То, что это так, конечно, не может быть видно из самих идентификаторов, но мне это кажется чрезвычайно вероятным, поскольку здесь объединяются разные полюса двух ядерных веретен, а именно нижний полюс (дочернее ядро) верхнего веретена и верхний полюс нижнего веретена. В первом директивном, или полярном, веретене лежали тридцать две хромосомы, которые увеличились в результате дублирования с шестнадцати, и из них шестнадцать перешли в первое полярное ядро, в то время как шестнадцать образовали основу второго директивного веретена. Эти два набора из шестнадцати хромосом, должно быть, были очень похожи, поскольку эти два набора возникли в результате деления шестнадцати материнских хромосом. Назовем хромосомы *a, b, c, d-q*, тогда аналогичные наборы хромосом должны были содержаться в двух фигурах ядерного веретена, изображенных на рис. 79 в начале деления, и по восемь из них достались каждому дочернему ядру. Теперь, если *a-k* переместится к верхнему полюсу шпинделя, а *l-q* к нижнему полюсу, то объединение K 2 с K 3 снова объединит все идентификаторы, которые присутствовали ранее. Учитывая это, я предсказал доктору Петрункевичу, что этот продукт совокупления может быть основой образования зародышевых клеток у пчелы-трутня, и его кропотливые и трудные исследования подтвердили это предсказание, каким бы странным оно ни казалось, что мужские зародышевые клетки имеют иное происхождение, чем женские зародышевые клетки. Но это открытие дает вескую поддержку теории зародышевой плазмы. Конечно, могут возразить, что предполагаемое регулярное распределение ids в двух дочерних ядрах не может быть доказано, но мы уже знаем, что этот разделительный аппарат выполняет *очень точную* работу, и мы вольны предполагать это в еще большей степени. Более того, какую другую интерпретацию неожиданного развития зародышевых клеток, открытого Петрункевичем, можно было бы дать, если бы это пришлось отвергнуть? Нельзя желать более ясного доказательства индивидуальных различий ids и их существенной важности, чем тот факт, что в "мужских" яйцах пчелиной матки устанавливается иной и новый способ образования зародышевых клеток после того, как половина ids безвозвратно удалена из ядра яйцеклетки. Из этого мы видим, что для индивидуального развития может быть достаточно дублирования индивидуальных идентификаторов, но для дальнейшего развития вида важно сохранение разнообразия идентификаторов.

ЛЕКЦИЯ XXX

ИНБРИДИНГ, ПАРТЕНОГЕНЕЗ, БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И ИХ ПОСЛЕДСТВИЯ

Разделение полов существует даже среди простейших—Условия, определяющие возникновение гермафродитизма—Ленточные черви, циррипеды-Первичные самцы—Преимущества партеногенеза—Чередование двуполых поколений—У галловых ос-У тлей—Перекрестное оплодотворение у растений обеспечено-Самооплодотворения избегают, когда это возможно—Механизм оплодотворения и смешение зародышевой плазмы должны четко отличаться друг от друга—Случаи стойкого самооплодотворения-Эффекты инбридинга по сравнению с эффектами самооплодотворения у галловых ос. партеногенез — Эффект чисто бесполого размножения-У морских раковин—У лишайников и грибов-У культурных растений—Дегенерация половых органов-Краткое содержание.

Мы видели, что продолжающийся инбридинг должен сделать зародышевую плазму монотонной и, следовательно, непластичной в отношении требований адаптации. Соответственно, мы обнаружили, что гаметы многих одноклеточных устроены так, что они обладают способностью притяжения только к гаметам другого происхождения, но не к гаметам своего собственного происхождения. Среди многоклеточных организмов наиболее интенсивный способ инбридинга проявляется в непрерывном самооплодотворении гермафродитов: в таких случаях монотонность зародышевой плазмы должна достигать крайнего выражения быстрее, чем в случае обычного инбридинга. Таким образом, мы можем понять, почему в масштабе организмов гонохоризм встречается так рано, разделение вида на мужскую и женскую особи. Даже среди одноклеточных растений или протофитов это иногда встречается, как, например, у вортицеллид среди инфузорий.

У Metazoa и Metaphyta разделение полов находит яркое выражение; оно отсутствует ни в одной важной группе, и у многих, как, например, у позвоночных, оно стало абсолютно нормальным состоянием, почти без исключений. Но во многих подразделениях животного и растительного царств гермафродитизм также играет важную роль, как, например, у наземных улиток и цветковых растений.

Очевидно, что половые адаптации вида определенно связаны с условиями его жизни, и, хотя стремление природы предотвратить инбридинг и обеспечить перекрестное оплодотворение подтверждается появлением раздельных полов в таком множестве форм, все же во многих случаях от гонохоризма отказались, и всегда там, где это было вызвано условиями жизни, которым подвергалась соответствующая группа. В таком случае инбридинг регулируется, насколько это возможно, например, соглашением, которое гарантирует, что особи будут скрещиваться по крайней мере время от времени. Но случаи исключительного и постоянного самооплодотворения, по-видимому, также имеют место, и даже их можно привести в соответствие с нашей концепцией, согласно которой перекрестное оплодотворение является преимуществом, но только преимуществом, которое должно быть сопоставлено с другими, и от которого в конечном итоге можно отказаться в пользу больших преимуществ. Это явление постоянной автогамии согласуется с теорией омоложения не больше, чем непрерывный партеногенез, потому что, согласно этой теории, смешение разных особей является *непременным* условием продолжения жизни вида.

Я не могу здесь подробно обсуждать все отклонения от чистого гонохоризма или бисексуальности, которые встречаются в природе, но я должен, по крайней мере, попытаться сделать общий обзор и упорядочить основные явления этих различных способов "полового размножения" по упорядоченной схеме. Я должен провести обзор как растений, так и животных, но предпочтение я отдаю животным, как более знакомой мне местности.

Где мы находим в животном царстве, что Природа отошла от гонохоризма, от разделения полов, и по каким причинам этот отход был необходим? И далее, какие средства использует Природа, чтобы компенсировать этот отказ от простейшего метода обеспечения непрерывного перекрестного оплодотворения индивидов?

Давайте взглянем на царство животных, уделяя особое внимание этим вопросам: мы обнаруживаем, что гермафродитизм преобладает главным образом среди видов, которые в зрелом возрасте утратили способность к свободному передвижению и стали вести оседлый образ жизни, таких как устрицы, ракообразные среди ракообразных, мшанки и морские брызгалки (асцидии), которые прикрепляются к камням на дне моря. Для таких форм, как эти, часто должно было быть выгодно, чтобы каждая особь могла функционировать и как самец, и как самка, особенно когда она была способна к самооплодотворению, поскольку особи, которые селились поодиночке или в очень небольшом количестве вместе, не были бы потеряны с точки зрения сохранения вида. Таким образом, продолжение рода обеспечивается лучше, чем это было бы при разделении полов, потому что в последнем случае часто могло случиться так, что животные, случайно поселившиеся рядом друг с другом, были одного пола и поэтому оставались бы неоплодотворенными. Но многие из этих видов оплодотворяют не сами себя, а взаимно друг друга; и это тоже несет в себе большое преимущество, потому что у оседлых животных сперматозоиды оплодотворяют вдвое больше особей, если каждая из них содержит яйцеклетки, чем если бы половина была исключительно мужского пола. Таким образом, это в некоторой степени экономия сперматозоидов, но в то же время и яйцеклеток, которая достигается за счет гермафродитизма: в результате эти ценные продукты расходуются как можно меньше. По этой причине мы обнаруживаем, что не только оседлые, но и вялые, медлительные животные снабжены мужскими и женскими органами размножения, как, например, все наши наземные улитки. Они взаимно оплодотворяют друг друга: когда встречаются двое, это всегда самцы и самки, и, несмотря на медлительность движений, маловероятно, что улитка не достигнет размножения из-за того, что не нашла себе пару. То же самое верно и для дождевых червей, которые также не приспособлены к длительным путешествиям в поисках противоположного пола; они, как и пиявки, функционируют как самец и самка одновременно, в то время как их ближайшие родственники, морские хетоподы, имеют разные полы, что может быть связано с их гораздо большей способностью свободно передвигаться в воде.

В этих случаях самооплодотворение часто абсолютно исключается; оно может быть физически невозможно, и поэтому гермафродитизм обеспечивает перекрестное оплодотворение в таких случаях так же эффективно, как если бы полы были раздельными. Точно так же у многих гермафродитных цветков, как мы уже видели, пыльца так устроена и так размещена внутри цветка, что сама по себе она не может попасть на рыльце. У устриц, например, молодое животное мужского пола выделяет в воду огромное количество мельчайших сперматозоидов и оплодотворяет ими более старых особей, функционирующих только как самки, которые выросли на том же берегу. На более поздней стадии своего развития устрица, которая была

самцом, становится самкой и производит только яйцеклетки. Такое положение дел, о котором я коротко упомяну в другом случае, было названо *временным* гермафродитизмом. В этом случае исключается не только самооплодотворение, но и близкое инбридинг, поскольку молодое поколение, функционирующее одновременно как мужчины, всегда смешивается со старшим поколением, ставшим женщинами.

Совершенно иначе обстоит дело с паразитами, которые живут поодиночке в теле хозяина: для них было совершенно необходимо, чтобы они не только производили оба вида зародышевых клеток, но и объединяли эти два вида при оплодотворении, и поэтому они обладали способностью к самооплодотворению. Так, в мочевом пузыре лягушки обитает плоский червь (*Polystomum integerrimum*), который обладает специальными органами для спаривания с другой особью, но который также способен к самооплодотворению, когда, как это часто бывает, у него нет компаньона в месте обитания. Но это самооплодотворение всегда может быть прервано перекрестным оплодотворением, поскольку нередко в мочевом пузыре одной лягушки обитают два, три или даже четыре таких паразита.

У ленточных червей также не исключено перекрестное оплодотворение, поскольку часто в кишечнике хозяина одновременно находятся два или более этих животных. Но даже там, где есть только один сустав, самооплодотворение со стороны суставов, то есть половых особей, предотвращается, и, образно говоря, тем же способом, что и в случае с устрицей, поскольку в каждом суставе сначала созревают мужские элементы, а затем женские. У некоторых паразитических изопод рода *Anilocra* и родственных форм близкое инбридинг предотвращается таким же образом — различием в периоде, в течение которого два набора гонад у гермафродитной особи становятся зрелыми (дихогамия).

Это обеспечивается другим способом у ракообразных, которые достигли зрелости в сидячем состоянии, таких как циррипеды. Эти животные, известные как "желудевые раковины" и "ракушки", ведут малоподвижный образ жизни, иногда на скалах, иногда на подвижных предметах, киле корабля, плавающих кусках дерева, пробки или тростника, иногда прикрепляются к черепахам или китам, и хотя обычно они встречаются в большом количестве вместе, они, вероятно, способны оплодотворять друг друга лишь изредка и поэтому в значительной степени зависят от самооплодотворения. Но Чарльз Дарвин давным-давно обнаружил, что у многих из них, несмотря на их гермафродитизм, есть самцы - маленькие, похожие на карликов и очень подвижные организмы, предназначенные лишь для очень короткой жизни. Они казались совершенно излишними в связи с животными-гермафродитами, и поэтому их долгое время рассматривали как рудиментарных самцов, как последний остаток, так сказать, прошедшей стадии современных циррообразных, у которых полы были разделены. Очевидно, однако, что теперь мы должны приписать им более глубокое значение, поскольку эти так называемые "первобытные самцы", хотя и чрезвычайно преходящие существа без рта и кишечника, представляют собой средство обеспечения перекрестного оплодотворения вида. Какое значение природа придает их сохранению, особенно наглядно демонстрируют паразитические циррообразные, которые были так тщательно изучены Фрицем Мюллером и Ивом Делажем, — мешковидные ризоцефалиды, или корневые ракообразные, которые совершенно обезображены паразитизмом. Полностью развитые животные являются гермафродитами и живут частично в крабах и раках-отшельниках, частично на них (рис. 112, С, Sacc). Эти гермафродиты действительно оплодотворяют себя, но в молодости они бывают разных полов, а самки устроены так, что впервые откладывают яйца как раз тогда, когда

появляются самцы текущего года. Таким образом, первая партия яйцеклеток, высвобождаемых самками, оплодотворяется крошечными свободно плавающими "первичными самцами", но после этого у самих самок развиваются семенники, а затем происходит самооплодотворение; самцы умирают очень скоро после совокупления и появляются только на следующий год в новом поколении. Следовательно, они далеки от того, чтобы быть просто историческими реминисценциями, пережитками ранней истории современного вида, ибо они являются инструментами регулярного перекрестного оплодотворения вида и, следовательно, постоянного смешивания новых id в зародышевой плазме. Здесь не место подробно обсуждать удивительную историю жизни этих паразитов; я могу только сказать, что когда мы исследуем всю историю и осознаем трудности, связанные с сохранением этих "первобытных самцов", мы больше не можем сомневаться в том, что скрещивание является неотъемлемой чертой амфимиксиса — чертой, которая должна хотя бы изредка возникать, если амфимиксис хочет сохранить свое значение. Мне кажется, это доказывается, в частности, этими многочисленными примерами того, что мы можем назвать принудительным удержанием эфемерных самцов у гермафродитных, самооплодотворяющихся животных; это следует также из теории, поскольку при продолжающемся самооплодотворении все id в зародышевой плазме особи имели бы тенденцию становиться идентичными, и смешивание двух зародышевых плазм, содержащих *идентичные* id, по крайней мере, согласно теории зародышевой плазмы, не имело бы вообще никакого значения.

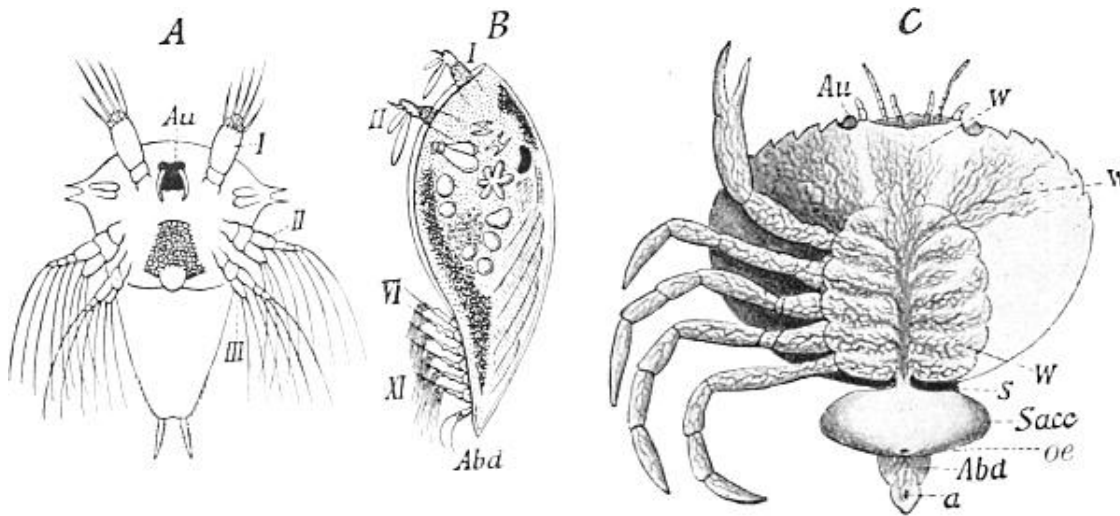


Рис. 112 (повторяется). Развитие паразитического ракообразного *Sacculina carcini* после деляги. А, стадия науплиуса. Au, глаз. I, II, III, три пары придатков. В, кипрская стадия. VI-XI, плавательные придатки. С, половозрелое животное (Sacc), прикрепленное к своему хозяину, береговому крабу (*Carcinus maenas*), с войлоком из тонких корневых отростков, обволакивающих внутренности краба. S, стебель. Мешочек, тело паразита. oe, отверстие выводковой полости. Abd, брюшко краба с анусом (a).

Таким образом, мы видим, что в животном царстве гермафродитизм всегда так или иначе связан с перекрестным оплодотворением, хотя последнее может происходить редко, обычно периодически интерполируясь и, таким образом, внося новые идентификаторы в зародышевую плазму, которая быстро становится монотонной или однородной. Адаптации, весьма

аналогичные этим, обнаруживаются в отношении партеногенеза, и нам будет полезно дать их краткое изложение.

Партеногенез приводит к очень значительному увеличению плодовитости вида, и в этом увеличении, очевидно, кроется причина его появления среди природных явлений. В результате партеногенеза количество яйцеклеток, произведенных определенной колонией животных, может быть удвоено, потому что каждая особь является самкой, и по мере увеличения размножения в геометрической прогрессии несколько партеногенетических поколений приводят к появлению потомства, значительно превышающего количество, полученное при двуполом размножении. Таким образом, мы можем понять, почему партеногенез должен происходить среди животных, условия жизни которых благоприятны лишь на короткое время, а затем неопределенны и опасны в течение длительного периода. Так обстоит дело с водяными блохами, дафнидами (см. Рис. 57 и 58), места обитания которых — лужи, пруды и болота — часто полностью пересыхают летом или замерзают зимой, так что дальнейшее существование колоний становится почти, если не совсем невозможным, и сохранение вида может быть обеспечено только производством "долговечных" яиц с твердой скорлупой, которые опускаются на дно, высыхают в иле или замерзают, или, по крайней мере, остаются скрытыми в своего рода спячке. Как только вновь появляются благоприятные условия, молодые животные, которые появляются из яиц, все являются самками и размножаются партеногенетически, так что через несколько дней появляется многочисленное свободно плавающее потомство, которое, в свою очередь, все является самками и размножается таким же образом. У многих дафний это продолжается в течение ряда поколений, и таким образом возникает огромное количество животных, которые могут заполнить болото так плотно, что, проведя тонкой сетью несколько раз по воде, можно выловить настоящую животную похлебку. В наших прудах и озерах эти маленькие ракообразные составляют основную пищу многочисленных рыб. Но, несмотря на огромное опустошение, причиняемое им врагами, в конце благоприятного сезона их остается большое количество, и они производят долговечные яйца, *после оплодотворения*. Ибо незадолго до окончания сезона самцы появляются среди потомства до сих пор чисто партеногенетических самок. Хотя каждая самка произведет на свет всего несколько таких "долговечных" яиц, которые требуют оплодотворения и обильно снабжены желтком, общее количество в каждой колонии очень велико, потому что количество особей очень велико; и это должно быть так, поскольку яйца, хотя и защищены от холода и высыхания, очень несовершенно защищены от многочисленных врагов, которые могут причинить им вред.

Конечно, количество особей, образующих колонию, может сильно различаться у разных видов, и то же самое верно в отношении количества партеногенетических поколений, предшествующих двуполому поколению. Я уже подробно показал, что это зависит именно от средней продолжительности благоприятных условий, так что, например, вид, обитающий в больших озерных бассейнах, произведет много чисто партеногенетических поколений до двуполого, которое появляется только к осени, в то время как виды, обитающие в быстро пересыхающих водоемах, имеют всего несколько партеногенетических поколений, а настоящие обитатели луж дают начало самцам и половозрелым самкам наряду с партеногенетическими самками уже во втором поколении.

Таким образом, мы обнаруживаем у дафний чередование, регулируемое и ставшее нормальным естественным отбором, чисто партеногенетических поколений с двуполоыми, и в результате однородность зародышевой плазмы, которая является необходимым следствием чистого

партеногенеза, прерывается после более длинной или более короткой серии поколений возникновением амфимиксиса. То, что число партеногенетических поколений может быть столь различным, хотя и с определенной нормой для каждого вида, еще раз указывает на то, что амфимиксис не является абсолютным условием поддержания жизни, не является необходимым омоложением, предназначенным для противодействия истощению жизненной силы — понимается ли это в трансцендентальном смысле или как—то иначе, - но что это важное преимущество, рассчитанное на поддержание вида на его высочайшем уровне, и что его влияние проявляется независимо от того, происходит ли оно у вида регулярно, или часто, или лишь изредка.

Такой вид смены поколений, то есть чередование однополых (женских) и двуполых поколений, был назван гетерогонией. У дафний, безусловно, разницы в форме между партеногенетическим и двуполым поколением не существует, поскольку одни и те же самки, производящие яйцеклетки, требующие оплодотворения, могут также производить партеногенетические яйцеклетки, хотя они, как мы уже видели, сильно отличаются друг от друга. Таким образом, разница между поколениями заключается не в их структуре, а в их склонности к партеногенетическому или амфигонному размножению, а также в отсутствии или присутствии особей мужского пола. Существуют, однако, и другие случаи смены поколений, в которых разные поколения отличаются друг от друга по структуре. Одним из наиболее примечательных из них является вид желчных ос (*Cynipidae*). У многих из этих маленьких перепончатокрылых Нумено, которые образуют желваки на листьях, соцветиях, почках и корнях, особенно у дуба, ежегодно образуются два поколения: одно летом, другое ранней весной или даже в середине зимы. Последний состоит только из самок и размножается партеногенетически. Мы можем легко понять это с точки зрения адаптации к конкретным условиям, поскольку молодые осы, которые выходят из своих яиц зимой или в середине сырой весны, подвергаются многим опасностям и подвергаются ужасному уничтожению, прежде чем им удастся отложить яйца в надлежащем месте на растении. Более того, много драгоценного времени было бы потеряно из-за взаимных поисков полов друг в друге — поисков, которые часто были бы совершенно безрезультатными. Так, бескрылая самка *Biorhiza renum* (рис. 124, А), которая мало чем отличается от упитанного муравья, пытается, не добывая пищи и часто прерываясь из-за холода или снежной бури, добраться до соседнего дубового куста, подкрадывается к нему и откладывает яйца в сердцевину зимней почки, твердые защитные чешуйки которой она старательно продырявливает своим коротким, толстым и острым яйцекладом.

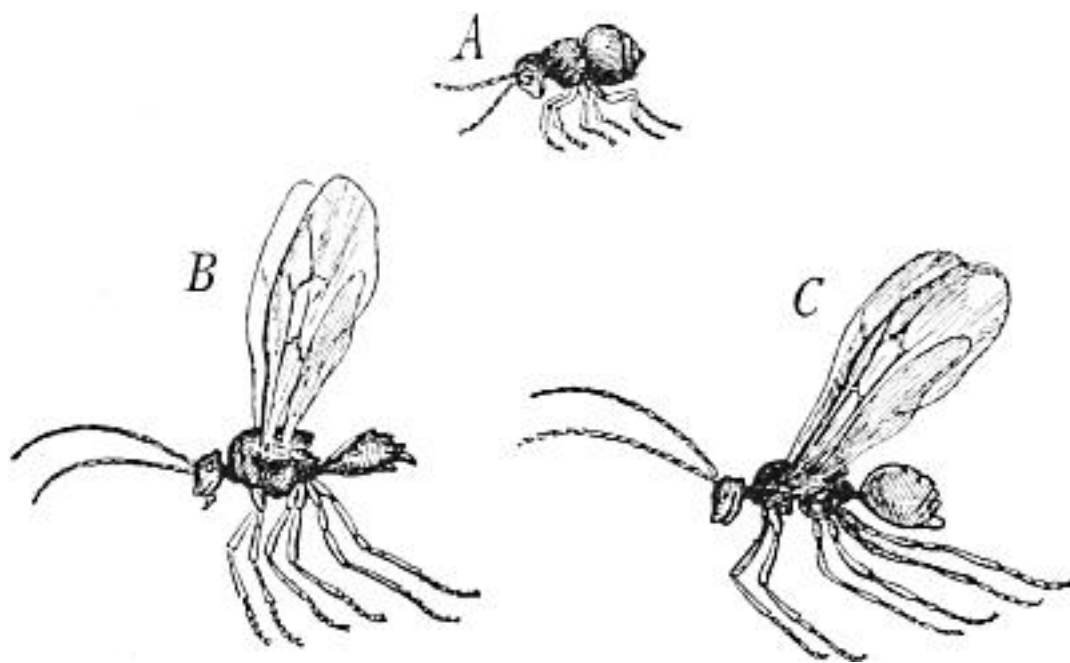


Рис. 124. Смена поколений у желчной осы. А, зимнее поколение (*biorhiza renum*). В и С, летние поколения (*Trigonaspis crustalis*). В, мужчина. С, женщина. После Адлера.

После того, как ей удастся погрузить свой яйцеклад в сердцевину бутона, она продолжает работу в течение нескольких часов, прокалывая нежную ткань множеством тонких каналов, расположенных один рядом с другим, а затем откладывает по яйцу в каждый из них. Вся детальная часть работы требует, по словам Адлера, непрерывного активного напряжения в течение примерно трех дней, даже несмотря на то, что в конце концов только две почки могут быть заполнены яйцами. Если бы при каждой кладке яиц приходилось ждать появления самца, еще большее число самок стало бы жертвами неблагоприятной погоды и других опасностей, в то время как в то же время число появляющихся на свет самок могло бы быть лишь вдвое меньше нынешнего. Очевидно, что в данном случае партеногенез имеет очень большое преимущество.

Летом климатические условия несравненно более благоприятны для желчных ос, и соответственно мы обнаруживаем, что летнее поколение двуполое, но, как ни странно, настолько отличается от зимнего поколения, что родство двух форм долгое время игнорировалось. Усики, ноги и особенно яйцеклад, общая форма животного, его размер, длина брюшка, строение грудной клетки и многие другие моменты настолько различны, что до тех пор, пока строение служило единственным критерием родства, систематики вполне естественно относили зимние и летние формы к разным родам. Только когда доктору Х. Адлеру удалось вывести одну форму из другой, люди убедились, что такие заметные различия в строении могут быть обнаружены в течение одного и того же жизненного цикла.

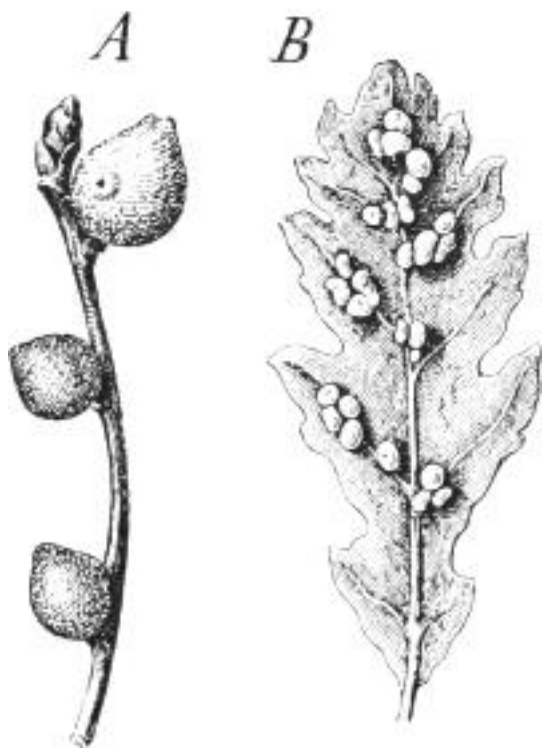


Рис. 125. Два вида галлов, образуемых этим видом. А, многокамерные галлы, образующиеся партеногенетической зимней формой, *Biorhiza renum*. В, которые образуются на листьях дуба *Trigonaspis crustalis*, двуполой формой. После Адлера.

Но здесь мы совершенно ясно видим, почему два поколения должны были стать такими разными; просто потому, что зимнее поколение должно было приспособиться к иным условиям, чем летнее, прежде всего в том, что касается откладывания яиц в тканях растения с другим строением. В нашем примере зимняя форма *Biorhiza renum* прокалывает верхушечные почки дуба и откладывает в каждую из них большое количество яиц, иногда до 300, так что образуется очень большой желвак, в котором может найти пищу большое количество личинок и вырасти до стадии куколки. Из этой губчатой желчи, по форме напоминающей перевернутую луковицу и размером примерно с грецкий орех (рис. 125, А), в июле появляются стройные, изящно сформированные самцы и самки желчных ос, которые долгое время были известны как *Trigonaspis crustalis*. И самцы, и самки крылатые и быстро летают в воздухе (рис. 124, В и С). Самцы спариваются, и самки откладывают яйца в ячейки на нижней стороне дубового листа, на которых появляются маленькие, похожие на бородавки, почковидные желваки (рис. 125, Б), которые осенью падают на землю и из которых в середине зимы появляются пухлые бескрылые самки, которым, как мы уже видели, было дано название *Biorhiza renum*.

Таким образом, одно поколение откладывает яйца в паренхиму нежных листьев, и ему достаточно проколоть тонкий слой ткани растения, в то время как другое должно проникнуть глубоко в твердую зимнюю почку, чтобы иметь возможность откладывать яйца в нужном месте, и поэтому мы обнаруживаем, что у двух видов самок яйцеклад различается по длине, толщине и общему строению, как и весь сложный аппарат, с помощью которого яйцеклад перемещается. Но эти различия связаны с формой брюшка, в котором находится яйцеклад, а также с силой и формой ножек, которые должны быть короче и сильнее, когда необходимо проделать отверстие в твердой растительной ткани или на значительную глубину. Мы можем легко понять, насколько

многочисленными должны быть вторичные вариации, которые приводит к трансформации яйцеклада, если сравним яйцекладущий аппарат в двух поколениях одного из этих видов (рис. 126).

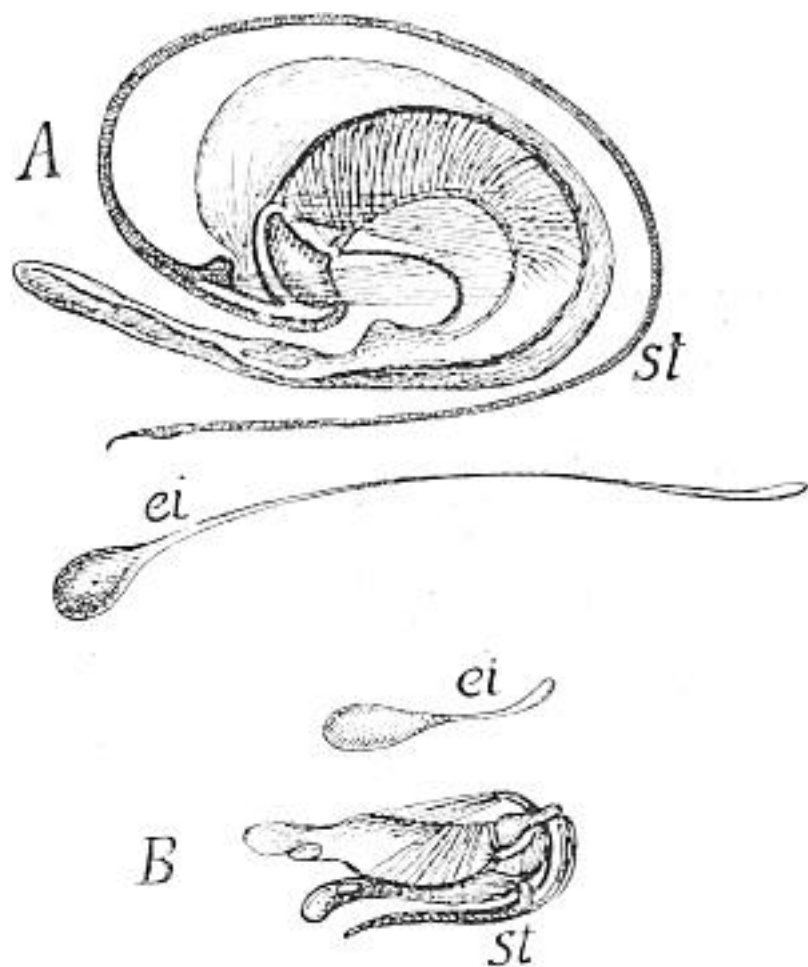


Рис. 126. Яйцеклад и яйцеклетка двух поколений одного и того же вида желчных ос. А, представители зимней формы, *Neuroterus laeviusculus*. В, представители летней формы, *Spathegaster albipes*. улупка, яйцекладущая. ei, ovum. Увеличенный таким же образом. В честь Адлера.

На рисунке 126 показан яйцеклад другой желчной осы, зимняя форма которой, *Neuroterus laeviusculus*, также прокалывает твердые зимние почки дуба, в то время как летняя форма, *Spathegaster albipes*, откладывает яйца в нежные молодые листья того же дерева. Яйцеклад у первого тонкий и длинный, у второго короткий и крепкий (рис. 126, А и В), а также в соответствии с глубиной, на которую должно быть погружено яйцо, или, так сказать, посеяно в ткани растения, яйцо летнего поколения отличается от яйца зимнего поколения гораздо более коротким черешком (рис. 126, ei). Таким образом, эти маленькие осы представляют собой прекрасный пример того, каким образом даже заметные изменения в условиях жизни поколения могут быть связаны с преобразованиями в строении тела, и мы понимаем, как стало возможным, что посредством процессов отбора поколения, которые периодически сменяются в течение года, должны были прийти к очень значительному расхождению в строении. Этот пример также может служить иллюстрацией того, насколько разнообразны гармоничные коадаптации, которых требуют такие трансформации, и насколько необходимым,

следовательно, должно быть постоянное повторное комбинирование идентификаторов зародышевой плазмы посредством амфимиксиса. Мы понимаем, почему от двуполого размножения отказались только в одном поколении, и то в том, в котором партеногенез имел значительное преимущество. Но такие преобразования, должно быть, происходили крайне медленно, поскольку они были результатом климатических изменений, которые происходили очень постепенно. Таким образом, мы снова приходим к тому же выводу, к которому нас привело наше изучение рудиментарных органов у Человека, а именно, что многочисленные виды, которые, по-видимому, находятся в состоянии застоя, постоянно работают над своим собственным совершенствованием. Но для этого необходим амфимиксис; следовательно, потомки, возникшие в результате амфимиксиса, и предки которых возникли таким же образом, имеют преимущество перед потомками партеногенетического происхождения. В целом, по крайней мере, это должно быть так; в особых случаях может быть иначе, а именно, когда преимущество, предоставляемое партеногенезом в отношении сохранения вида, преобладает над преимуществом, которое подразумевает амфимиксис в отношении возможностей трансформации.

Насколько мы видели на примере желчных ос, отсутствие амфимиксиса в каждом втором поколении не подразумевает каких-либо недостатков в отношении способности к трансформации, которую проявляет этот вид. Относительно того, возникло бы какое-либо неблагоприятное воздействие, если бы число партеногенетических поколений в жизненном цикле было больше, мы можем только догадываться, поскольку не известно ни одного случая, который позволил бы нам с какой-либо уверенностью решить этот вопрос, *за* или *против*. Гетерогония вшей, тлей и их родственников может быть приведена в качестве доказательства вероятности, поскольку в этом случае длинная серия партеногенетических поколений часто чередуется с одним двуполым, но разница в структуре в данном случае не так велика, хотя и существует, и, более того, мы вполне можем предположить, что адаптация к партеногенезу была осуществлена в начале гетерогонии, когда она все еще состояла из цикла всего из двух поколений, и что последующие девственные поколения были вставлены впоследствии.

Это предположение подтверждается тем фактом, что у некоторых видов наших местных остракод, у *Cypris vidua* и *Candona candens*, в отличие от дафний, несколько двуполых поколений чередуются с одним партеногенетическим поколением. Но в этом случае опять же нет никакой разницы в структуре двух поколений, партеногенетическое поколение отличается от двуполого поколения просто отсутствием мужчин.

Смена поколений у растительных вшей особенно поучительна, потому что она ясно показывает, насколько Природа озабочена сохранением амфимиксиса и как мало простое размножение имеет к этому отношения. Это особенно заметно в случае с корявыми вшами; например, у их печально известного представителя, вредителя виноградной лозы, *Phylloxera vastatrix*.

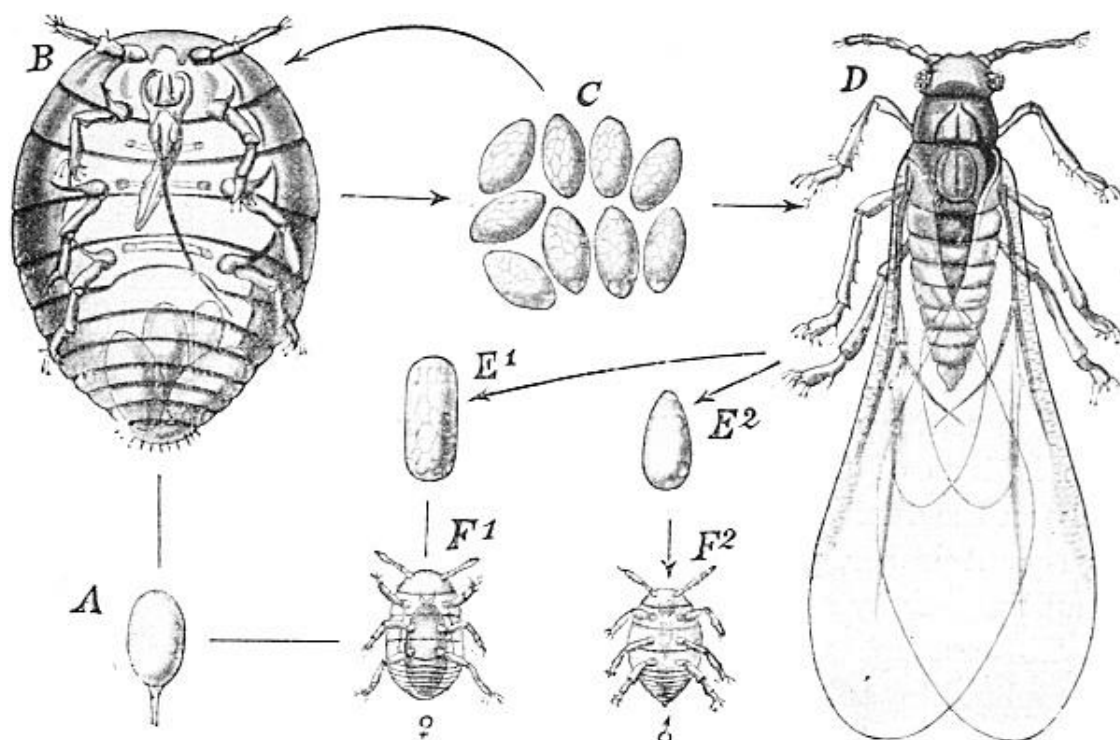


Рис. 127. Жизненный цикл вредителя винограда (*филлоксера обширная*) по Лейкарту и Нитше, Риттеру и Рубзамену. А - оплодотворенная яйцеклетка. В - возникающая верхушечная и партеногенетическая филлоксера. С, его яйца, из которых, как указывает самая верхняя стрелка, могут возникнуть сходные apterous, партеногенетические формы, или, как указывает горизонтальная стрелка, крылатые формы (D), которые производят "женские" и "мужские" яйцеклетки (E^1 и E^2); из них возникает половое поколение, самка (F^1) и самец (F^2); первая откладывает оплодотворенную яйцеклетку (А).

Как и у всех растительных вшей, преимущество, ради которого было отказано в половом размножении, зависит от того факта, что в распоряжении этих виноградных паразитов практически неограниченный запас пищи, который можно полностью использовать в соответствующее время года и который, поскольку каждое животное является самкой и производит яйца, приводит к огромному увеличению числа особей и, таким образом, обеспечивает продолжение вида. Эти насекомые появляются весной из маленьких оплодотворенных яиц, которые пролежали в состоянии покоя всю зиму (рис. 127, А), и они быстро развиваются в бескрылых самок (В), которые, высасывая сок виноградной лозы, размножаются, производя большое количество маленьких белых яиц (С). Они развиваются без оплодотворения в похожих бескрылых самок. Несколько поколений самок сменяют друг друга, но затем, обычно начиная с августа, появляются крылатые самки различной формы (D), и они, перелетая с растения на растение, влияют на распространение вида. Но они тоже откладывают партеногенетические яйца (E^1 и E^2), и из них поздней осенью появляются представители единственного двуполого поколения, самцы и самки (F^1 и F^2), оба очень крошечные и бескрылые, без проникающего хоботка и, следовательно, неспособные принимать пищу. Они спариваются, и самка откладывает единственное яйцо (А) под корой виноградной лозы, с которой сейчас опадают листья; это яйцо переживает зиму, и из него в следующем апреле или мае снова появляется партеногенетическая самка.

Едва ли можно было бы яснее, чем в этом случае, показать, что важность амфимиксиса совершенно не связана с размножением, поскольку здесь число особей не только не увеличивается при амфимиксисе, но и существенно уменьшается, фактически уменьшаясь наполовину. Сохраняя амфимиксис, вид в этом случае не получает никаких преимуществ, за исключением смешивания двух зародышевых плазм.

Нечто подобное происходит у растений, демонстрирующих смену поколений, например, у папоротников, у которых половое поколение, так называемый проталлиум или *prothallus*, ничего не вносит в *размножение* растения, поскольку развивается только одна яйцеклетка; и то же самое верно для мхов. В обоих случаях *размножение* зависит исключительно от бесполого поколения, которое, как так называемое "мохоплодное" или "собственно папоротниковое растение", производит огромное количество спор в дополнение к размножению побегами.

Подводя итог: мы видели, что самооплодотворение действительно происходит у гермафродитных животных, когда в противном случае виду угрожало бы исчезновение, но это никогда не является *единственным* и исключительным способом оплодотворения[25], поскольку у гермафродитных видов всегда есть возможность обеспечить скрещивание особей, и это различными способами, будь то вмешательство "первичных самцов" или случайное или периодическое чередование самооплодотворения и взаимного оплодотворения. Чистый партеногенез, продолжающийся в бесчисленных поколениях, по-видимому, действительно имеет место, но в большинстве случаев однополые поколения чередуются с двуполыми, так что стереотипное представление о зародышевой плазме с полной однородностью *ids* устраняется.

[25] Что касается случаев постоянного и, по-видимому, исключительного самооплодотворения у рабдитид (круглых червей), на которые обратил внимание Маупас, то, по-видимому, справедливо будет сказать, что они еще недостаточно исследованы, чтобы можно было с уверенностью оценить их теоретическую ценность. Ср. *Арх. Зоол. Опыт.*, 3-я сер., т. viii, 1900.

Теперь мы должны кратко рассмотреть высшие растения в связи с поддержанием разнообразия в зародышевой плазме путем скрещивания.

В предыдущей лекции мы видели, что большинство цветков являются гермафродитами, но что они не оплодотворяют сами себя и приспособлены для скрещивания, поскольку пыльца одного цветка переносится насекомыми на пестик другого, до которого не может добраться его собственная пыльца либо потому, что он созревает слишком рано, либо слишком поздно, либо потому, что рыльце, несмотря на его близость, расположено так, что пыльца соседних тычинок находится вне досягаемости. Я показал, следуя фундаментальным исследованиям Шпренгеля, Чарльза Дарвина, Германа Мюллера и других последователей Дарвина, что цветы в некотором смысле можно рассматривать как результат посещения насекомыми, поскольку все их вспомогательные приспособления — крупные окрашенные лепестки, аромат, нектар и даже мелкие детали окраски и отметины (медоносы) — а также их детальная форма, проявляющаяся в "посадочных площадках", трубках венчика и так далее, понятны только тогда, когда мы относим их существование к естественному отбору. Мы предполагаем, что каждая из этих адаптаций обеспечивала некоторое преимущество для рассматриваемого вида, и что поэтому были приняты их первые зачатки в виде слабых зародышевых разновидностей, которые постепенно были доведены до своего полного выражения объединенным действием зародышевого и индивидуального отбора. По крайней мере, так мы должны выражаться теперь, когда мы познакомились с фактором зародышевого отбора. Преимущество, обеспечиваемое каждым

таким усовершенствованием средств привлечения насекомых цветком, становится очевидным, как только будет установлено, что перекрестное оплодотворение более выгодно для вида, чем самооплодотворение.

Мы уже обсуждали это; мы видели, что эксперименты, проведенные Дарвином, доказали, что проростки, появившиеся в результате перекрестного оплодотворения, превосходят проростки, появившиеся в результате самооплодотворения, и что во многих случаях само материнское растение давало меньше семян при самооплодотворении, чем при перекрестном оплодотворении. Это открытие дало объяснение перекрестному оплодотворению цветов насекомыми, которое Шпренгель наблюдал ранее. Мы понимаем, как цветы, должно быть, настолько приспособились в процессе отбора, что не могли оплодотворять себя сами, но привлекали насекомых и, так сказать, заставляли их посыпать их пылью другого растения того же вида. Мы также понимаем, почему самооплодотворение оставалось возможным для многих цветов в случае, если перекрестное оплодотворение насекомыми не производилось, поскольку после определенного периода ожидания может произойти искривление тычинок или пестика, что приведет к присыпанию рыльца пылью того же цветка. Очевидно, что развитие *меньшего* количества семян предпочтительнее полной стерильности. Хорошо известно, что особые неприметные и закрытые цветки, предназначенные исключительно для самооплодотворения, могут встречаться наряду с открытыми цветками, как в случае с так называемыми клейстогамными цветками фиалки (*Viola*) и малой крапивы (*Lamium amplexicaule*), и филетическое происхождение их становится понятным, как только будет установлено, что перекрестное оплодотворение более выгодно, чем самооплодотворение.

Однако теперь, похоже, фундаментальное положение этой теории цветов придется отвергнуть. Мало того, что только что упомянутые клейстогамные цветки демонстрируют большую плодовитость, ничуть не меньшую, чем у открытых цветков того же вида, приспособленных к перекрестному оплодотворению, но существует небольшое количество растений, которые дают семена только за счет *самооплодотворения*. Таким образом, у *мирмекодий* перекрестное оплодотворение абсолютно предотвращено тем фактом, что цветки никогда не раскрываются, и, согласно Чарльзу Дарвину, *Ophrys apifera* также размножается только самооплодотворением и, тем не менее, является очень сильным растением. Есть несколько других случаев подобного рода, и особенно среди орхидей, хотя вся структура их цветков специально приспособлена для опыления насекомыми. Многие из них насекомые посещают лишь изредка, некоторых вообще нет, мы не знаем почему, но вполне понятно, что в таких случаях они должны были приспособиться к самооплодотворению везде, где это было возможно. Для этого *не требовалось больших* вариаций; было достаточно, чтобы поллинии, которые раньше отделялись от своего прикрепления только при прикосновении или толчке насекомого, освободились самопроизвольно. И это, согласно Дарвину, происходит, например, у *Ophrys scolopax*, который в Каннах часто самооплодотворяется. Однако для развития семени недостаточно, чтобы пыльца достигла рыльца; пыльцевое зерно должно выпустить свою трубку и проникнуть в завязь, а у многих орхидей этого не происходит; они бесплодны из-за собственной пыльцы. Различные другие растения также не способны к оплодотворению собственной пылью, например, хохлатка обыкновенная, *Corydalis cava*, или цветок луговой кукушки, *Cardamine pratensis* (Гильдебранд).

Как нам согласовать эти, казалось бы, абсолютно противоречивые факты? С одной стороны, бесчисленные приспособления для обеспечения скрещивания приводят нас к выводу, что это

необходимо или, по крайней мере, выгодно, а с другой стороны, мы находим небольшое количество растений, которые постоянно размножаются путем самооплодотворения и все же остаются сильными. И опять же, есть много растений, которые дают семена при оплодотворении их собственной пылью, и другие, которые при тех же обстоятельствах остаются абсолютно стерильными, не давая семян или давая очень мало, и действительно, есть одно, на которое его собственная пыльца действует как яд, ибо, если она достигает рыльца, цветок погибает. Если в самооплодотворении есть что-то вредное (Дарвин), мы можем понять, что этого можно избежать, но как это может продолжаться так долго во многих случаях и даже стать в других исключительным методом оплодотворения без видимых пагубных результатов?

Мне кажется, что в этих фактах, установленных наблюдением, смешаны результаты двух совершенно различных процессов, и что мы можем добиться ясности, только изучая их отдельно друг от друга; я имею в виду процессы, участвующие в механизме оплодотворения, и процессы, участвующие в смешивании зародышевой плазмы.

Считается, что во многих случаях самооплодотворение приводит к получению меньшего количества семян и более слабых всходов. Давайте пока возьмем это утверждение за основу нашего рассмотрения; мне не кажется возможным, хотя здесь я не согласен с мнениями, высказанными другими, что оба эффекта должны зависеть от одних и тех же причин, поскольку меньшее количество семян никак не может зависеть от смешивания двух родительских зародышевых плазм и, следовательно, не от самого процесса амфимиксиса, поскольку эффект смешивания не дает о себе знать до тех пор, пока не будет сформирован организм потомства. Конечно, семя растения является зародышем молодого растения, но вряд ли можно считать вероятным, что его развитию может полностью помешать слишком тесное родство двух зародышевых клеток, и, таким образом, количество развивающихся семян зависит не от качества *ids*, взаимодействующих в сегментирующем ядре, а, предположительно, от количества яйцеклеток, ожидающих оплодотворения в завязи, которые достигаются пыльцевой трубкой, а затем отцовским половым ядром. Это опять-таки будет зависеть от движущих и притягивающих сил пыльцевого зерна, с одной стороны, и рыльца и "зародышевого мешка" цветка - с другой. Другими словами, фертильность цветка с его собственной пылью будет зависеть от того, приспособлены ли два продукта цветка к взаимному взаимодействию и в какой степени это так. Здесь мы имеем дело не с *первичными* реакциями зародышевой плазмы, которые таковы, какие они есть, и не могут быть изменены, а со вторичными отношениями, которые могут быть такими или не такими - короче говоря, с *адаптациями*.

Какими приспособлениями пыльца цветка может стать неэффективной для этого цветка - это вопрос, на который мы должны предоставить ботаникам отвечать; в любом случае это должно было быть возможно, и мы ясно видим, что это зависит от адаптации, когда рассматриваем многочисленные стадии, которые происходят — от редкого случая действительно ядовитого воздействия самоопыления, уже замеченного, до полной стерильности, и от снижения плодovitости до большей или даже совершенной плодovitости. Возможно, что химические продукты, выделения рыльца, пыльцевого зерна или так называемых синергидных клеток, имеют к этому отношение, или что размер и, следовательно, проникающая способность пыльцевой клетки при самооплодотворении обратно пропорциональны длине пестика, как было доказано Страсбургером в отношении гетеростилизма; но в любом случае Природа могла посредством незначительных различий в признаках мужской и женской частей цветка

уменьшить достоверность встречи двух зародышевых клеток. клетки, вплоть до полного исключения возможности какого-либо их объединения.

Таким образом, если бы от самооплодотворения нужно было оградиться или, по крайней мере, затруднить его из-за того, что его последствия были вредными, все вариации, указывающие в направлении защиты, обязательно были бы сохранены и увеличены. Во многих случаях вариаций в строении цветка было достаточно; но когда, как у *Corydalis cava*, невозможно было предотвратить попадание пыльцы на рыльце, пыльцу можно было сделать стерильной в том, что касалось ее собственного цветка, с помощью процесса отбора, при котором в среднем успешными оставались те растения, которые производили наибольшее количество перекрестно оплодотворенных семян, и в этом случае это сделали те, чья пыльца наиболее слабо реагировала на раздражитель их собственного рыльца.

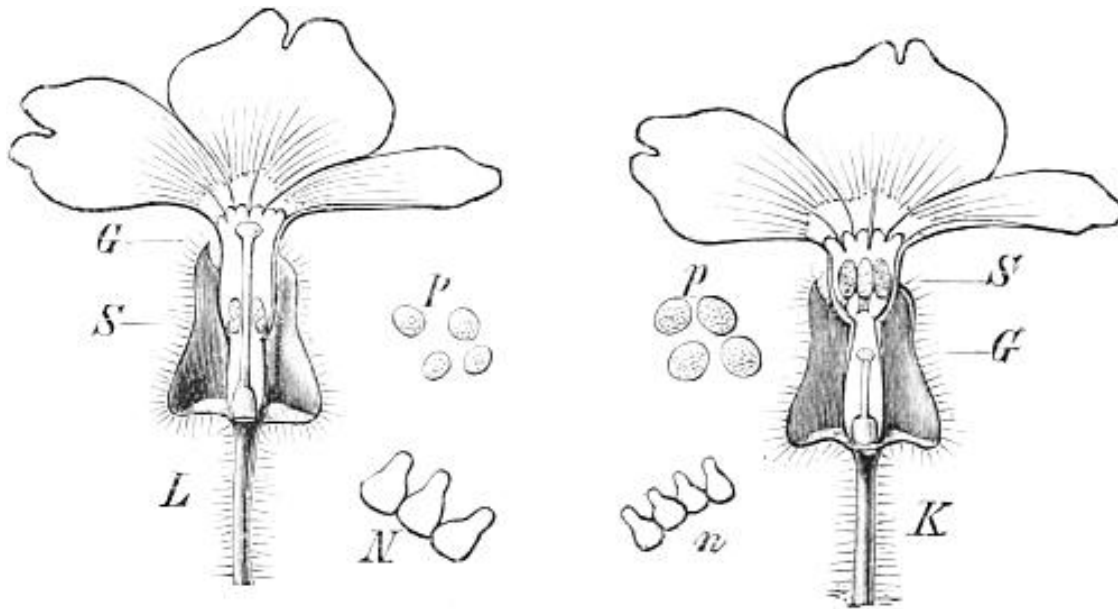


Рис. 128. Гетеростилизм (*Primula sinensis*), после Noll. Два гетеростильных цветка от разных растений. *L* - удлинённая форма. *K* - сокращённая форма. *G* - стиль. *S*, пыльники. *P*, *p*, пыльцевые зерна. *N*, *n* стигматические сосочки удлинённой и укороченной форм соответственно. *P*, *p*, *N*, *n*, увеличенный в 110 раз.

То, что самостерильность во всех этих различных степенях является не основным признаком вида, а адаптацией к преимуществам перекрестного оплодотворения, очевидно — если кому — то это действительно кажется сомнительным, — особенно из случаев гетеростилизма. Я имею в виду диморфизм и триморфизм, которые Дарвин обнаружил у многих цветов и которые проявляются в том факте, что цветы в остальном почти совершенно одинаковые, как, например, первоцветы, у одних особей могут иметь длинный фазон, а у других — короткий (рис. 128). В то же время существует разница в положении тычинок, которые расположены выше у цветков с короткими побегами и намного ниже у цветков с длинными побегами. Эксперименты доказали, что опудривание рыльца дает наилучшие результаты, если пыльца с короткошерстной формы достигает рыльца длинношерстной формы, или если пыльца с длинношерстной формы достигает рыльца короткошерстной формы. Таким образом, мы снова имеем дело с устройством для скрещивания, адаптацией к преимуществам перекрестного оплодотворения, и в этом случае мы можем увидеть причину, по которой пыльца по-разному воздействует на два рыльца;

пыльцевые зерна цветков с коротким початком крупнее, чем у цветков с длинным початком, и поскольку длина пылевой трубки, которая может быть отправлена, должна зависеть от массы протоплазмы внутри пылевого зерна, из этого следует, что более мелкие пылевые зерна будут посылать слишком короткую трубку, чтобы достичь зародыша через длинный початок. - мешок. В дополнение к этому существует различие в сосочках рылец, и возможно, что они могут образовывать препятствие для проникновения пыльцы аналогичного типа. Процесс отбора, который приводит к таким механизмам, какие мы находим у примул, можно легко представить, как только мы сможем предположить, что перекрестное оплодотворение более выгодно, чем самооплодотворение, в отношении потомства, то есть в отношении продолжения вида.

Мы уже видели, что непрерывное самооплодотворение неизвестно среди животных, но что оно даже не очень редко встречается среди растений, и это убедительно подтверждает наш предыдущий вывод о том, что причину, по которой амфимиксис был введен как нормальное явление в природе, не следует искать в необходимости обновления жизни, или "омоложения". Это не может быть необходимостью, а только преимуществом, без которого при определенных обстоятельствах можно обойтись.

Хотя достаточно очевидно, что продолжение инбридинга в его самой крайней форме, самооплодотворении, не подразумевает абсолютного отказа от амфимиксиса, приверженцы теории омоложения рассматривали неблагоприятные последствия чистого инбридинга как подтверждение своего предположения, согласно которому амфимиксис необходим для продолжения жизни вида, и поэтому важным фактом, если его можно доказать, является то, что продолжающееся самооплодотворение может происходить постоянно, по крайней мере, среди растений, и при этом не вызывать никаких вредных последствий для вида.

Но как можно понять этот факт с нашей точки зрения? Как же так получается, что к скрещиванию стремятся столь многими различными способами и все же так часто от него снова отказываются и продолжают прибегать к самооплодотворению?

На это можно ответить, во-первых, что, насколько мы можем видеть, постоянное самооплодотворение не становится правилом по *внутренним* причинам; нет особого состояния зародышевой плазмы, которое делало бы невыгодным или излишним сохранение разнообразия комбинаций *id*; самооплодотворение происходит из-за *внешних* воздействий, которые приводят к тому, что у растения есть только альтернатива: не давать семян вообще или производить их путем самооплодотворения. В этой связи особенно примечательны эксперименты Дарвина с орхидеями.

В этом очень разнообразном отряде растений есть множество видов, цветки которых бесплодны из-за собственной пыльцы, хотя в естественных условиях она не достигает рыльца, и поэтому, насколько мы можем видеть, не было необходимости предохраняться от самооплодотворения "самостерильностью". Таким образом, эти цветы вдвойне приспособлены, так сказать, для скрещивания с помощью насекомых. Но что касается многих из этих, а также многих других современных орхидей, посещения насекомыми очень редки, а в некоторых случаях и вовсе не происходят, и поэтому эти виды не могут давать семена или могут делать это только в исключительных случаях.

Это верно для большей части эпидендры Южной Америки и для *кориантуса трилобового* из Новой Зеландии, двести цветков которого дали только пять семенных коробочек, а также для

наших *Ophrys muscifera* и *O. aranifera*, последний из которых дал только одну семенную коробочку из 3000 цветков, собранных в Лигурии. Мы могли бы ожидать, что рассматриваемый вид стал очень редким, но это не всегда так, поскольку каждая из этих коробочек содержит огромное количество семян, иногда многие тысячи. Как только посещения насекомых полностью прекратятся, вид должен вымереть в данной конкретной местности, если только он не сможет вернуться к самоопылению и самооплодотворению. Существует целый ряд видов, у которых рыльце цветка чувствительно к собственной пыльце, и у многих из них действительно произошла адаптация к самооплодотворению, поскольку при созревании поллинии отделяются от пыльников и опускаются на рыльце. Я уже упоминал *Ophrys apifera*, который, согласно Чарльзу Дарвину, больше не посещается насекомыми, хотя его цветки все еще обладают структурой, необходимой для оплодотворения насекомыми. Этот вид спас себя от вымирания благодаря нормальному самооплодотворению.

Это кажется мне заслуживающим внимания в двух отношениях. Во-первых, это показывает, что чистое самооплодотворение не обязательно приводит к ослаблению вида, а во-вторых, это дает наглядный пример трансформации вида только по одному незначительному признаку, все остальные признаки остаются неизменными. В этом случае только поллиниям потребовалось немного измениться в способе прикрепления и созревания, чтобы осуществить трансформацию цветка для самооплодотворения, и, по сути, это все, что изменилось. На данный момент этот случай не имеет отношения к нашему расследованию, но случаи подобного рода так редко могут быть четко продемонстрированы, что я не могу упустить возможность привлечь к нему внимание. Зародышевая плазма этого *Ophrys*, должно быть, изменялась на более ранней стадии, поскольку в противном случае отделение поллиний не стало бы нормальным и наследственным, но оно могло изменяться только в той степени, в какой изменялась структура этой одной небольшой части цветка; в зародышевой плазме должно было изменяться что-то, что не оказывало влияния на другие части цветка, то есть исключительно на *детерминанты* поллиний.

Давайте вернемся после этого отступления к нашему предыдущему ходу мыслей; мы должны спросить, как мы можем интерпретировать факт продолжающегося самооплодотворения без каких-либо видимых вредных последствий для вида. Если перекрестное оплодотворение является материальным преимуществом с точки зрения продолжения рода, то как оно может быть преобразовано в свою противоположность без пагубных последствий? И у *Ophrys apifera* нет видимых вредных эффектов. Он действительно не так многочислен, как *Ophrys muscifera* или другие родственные виды, но из этого, конечно, не следует, что он находится на пути к вымиранию; определенно, никакого снижения ни силы роста, ни плодовитости не наблюдается.

Если мы спросим с точки зрения нашей теории, как должен был изменяться состав зародышевой плазмы в результате непрерывного инбридинга, мы уже нашли ответ - что из—за уменьшения числа id при созревании каждой зародышевой клетки разнообразие зародышевой плазмы постепенно уменьшалось бы, что количество различных id таким образом уменьшалось бы, возможно, даже до идентичности всех id.

Согласно нашей теории, следствием такой крайней однородности зародышевой плазмы не обязательно было бы то, что вид стал бы неспособен к продолжительному существованию, но это означало бы, что вид стал бы неспособным к адаптации во многих направлениях. Адаптации

в одном направлении, такие, например, как изменение способа прикрепления и отделения поллиний Орхидеи, все еще были бы возможны. Таким образом, вид, который долгое время был идеально адаптирован, сможет осуществить переход к инбридингу без ущерба для своих шансов на дальнейшее существование, если обстоятельства вынудят его сделать это. С другой стороны, виды, которые все еще претерпевают значительные преобразования во многих направлениях, должны подвергаться из-за этого опасности вырождения, точно так же, как это происходит при искусственных экспериментах с домашними животными, тайные слабости которых сильно преувеличиваются инбридингом.

Мы могли бы быть склонны рассматривать эффекты инбридинга как аналогичные эффектам партеногенеза; они, безусловно, аналогичны, поскольку оба способа размножения должны приводить к определенной степени однородности зародышевой плазмы. Но мне кажется, что есть разница, и не лишенная важности.

В партеногенезе амфимиксиса не происходит, но и не происходит уменьшения количества id до половины; все id, присутствующие в начале партеногенеза, сохраняются; они только больше не смешиваются со странными id. При инбридинге имеют место как амфимиксис, так и редукция, но первый вскоре перестает передавать зародышевой плазме какие-либо действительно странные идентификаторы, а только те, которые она уже содержит, так что результатом должно быть быстро возрастающее однообразие зародышевой плазмы. К этому следует добавить возможность того, что среди немногих идентификаторов, которые теперь — много раз повторяемых — образуют зародышевую плазму, должны встречаться такие, которые демонстрируют неблагоприятные вариационные тенденции в одном или многих детерминантах, и тогда произойдет то же самое, что обычно происходит при экспериментальном инбридинге домашних животных, а именно, *дегенерация потомства*. В партеногенезе дело обстоит иначе; неблагоприятные вариационные тенденции, как только они приобретают селекционную ценность, так сказать, устраняются с корнем, потому что особи, которые их проявляют, и вся их родословная истребляются, не оказывая никакого влияния на другие побочные линии происхождения. Следовательно, чисто партеногенетический вид не будет вырождаться до тех пор, пока присутствуют особи нормального телосложения, поскольку они воспроизводятся с идеальной чистотой. Но если в более поздних поколениях в зародышевой плазме в результате зародышевого отбора проявятся неблагоприятные вариационные тенденции, процесс индивидуального отбора будет усилен в отношении них или их потомков, и вполне возможно, что у идеально адаптированных видов партеногенез может длиться очень долго, не нанося никакого ущерба строению вида.

То же самое верно и в отношении чисто бесполого размножения, к исследованию которого мы сейчас и обратимся.

Оставим в стороне простейших животных (монеру) без амфимиксиса, о которых мы уже говорили. У простых животных размножение почкованием или делением встречается часто или происходит попеременно с половым размножением; у высших животных, членистоногих, моллюсков и позвоночных бесполое размножение полностью отсутствует. В растениях это играет чрезвычайно большую роль, и то, что называется "вегетативным размножением", которое является чисто бесполом, без какого-либо амфимиксиса, можно обнаружить у всех групп растений, особенно в форме почкования и спорообразования, помимо которых существует размножение побегами, корневищами, клубнями, луковицами и луковичками. В

большинстве случаев, в дополнение к чисто бесполому размножению, существует так называемое половое размножение, связанное с амфимиксисом, и часто половое и бесполое поколения чередуются друг с другом, так что происходит "смена поколений", как это часто бывает у низших животных, особенно у полипов, медуз и червей.

Но иногда случается, что у растений отсутствует половое размножение и вид размножается только бесполом способом, и это тот случай, который мы должны теперь рассмотреть более внимательно.

Давайте прежде всего постараемся прояснить состав зародышевой плазмы в случае чисто бесполого размножения и какие выводы из этого можно сделать, а затем сравним их с известными данными наблюдений, и станет очевидно, что у особей, возникших путем почкования, должна содержаться вся зародышевая плазма вида; количество *id* в зародыше не только останется таким же, каким оно было у материнского растения, но и количество *различных id* не уменьшится. Этот случай аналогичен случаю чистого партеногенеза, при котором отсутствие второго созревания-деления яйцеклетки позволяет зародышевой плазме сохранять полный набор *ids*. Чарльз Дарвин считал, что чисто бесполое размножение "близко аналогично длительному самооплодотворению", однако, как мы видели, согласно нашей теории, между двумя процессами должно быть немалое различие, зависящее от того факта, что при исключительном самооплодотворении количество различных *id* постоянно уменьшается, в то время как при чисто бесполом размножении зародышевая плазма ничего не теряет из разнообразия своих *id*. Таким образом, если зародышевая плазма при чисто бесполом размножении больше не получает новых *id* в результате амфимиксиса, она, по крайней мере, не теряет ни одного из тех, которыми обладала ранее. Хотя мы не можем считать его приспособленным для вступления в новые адаптации во многих направлениях, все же мы можем ожидать, что вид будет продолжать воспроизводиться без изменений дольше, чем в случае исключительного самооплодотворения, тем более что все возникающие неблагоприятные вариационные тенденции устраняются, как только они достигают значения для отбора, и, как и в случае партеногенеза, они устраняются без смешивания с другими линиями происхождения.

Возьмем, к примеру, чисто бесполое размножение, которое наблюдается у водорослей рода *Laminaria*, в отношении которых утверждается, что они размножаются только бесполовыми спорными спорами. Существует довольно много видов этого большого клубка, и если бы было установлено, что во всех них клетки-споры действительно не конъюгируют, то этот случай доказал бы, что виды рода могут поддерживать четко определенное существование в течение длительного времени после прекращения амфимиксиса. Но это не было бы доказательством возможности *видообразования*, поскольку можно предположить, что предковые формы ламинарий должны были обладать амфигонией, поскольку их ближайшие родственники проявляют ее до сих пор. Это невозможно доказать, но, по-видимому, нет ничего против предположения, что эти заросли существовали долгое время в однородных условиях и приспособились к ним с высокой степенью постоянства.

Аналогичные условия наблюдаются у морских водорослей рода *Caulerpa*, ближайшие родственники которых размножаются половым путем, хотя сами они, насколько известно, размножаются только спорами.

У лишайников, которые представляют, как мы уже видели, жизненное партнерство грибов и водорослей, амфимиксис, по-видимому, вообще не происходит; одноклеточная водоросль размножается делением клеток, гриб - образованием большого количества роевых спор, которые не конъюгируются друг с другом. Что касается Водоросли, то мы, возможно, могли бы предположить, что простота ее структуры позволяет ей обходиться без постоянной рекомбинации своих немногих признаков, что приводит к наиболее благоприятному составу ее идиоплазмы; в подтверждение этого мы можем отметить, что даже пожизненное сочетание с Грибом не вызвало видимых изменений в Водоросли, поскольку мы должны заключить из того факта, что эти водоросли также могут жить независимо, и что один и тот же вид водоросли может объединяться с несколькими различными грибами, образуя разные виды лишайников, точно так же, как один и тот же гриб может также входить в состав нескольких видов лишайников. Мы могли бы также вообразить, что здесь мы имеем дело не более чем с прямым влиянием Водоросли и Гриба друг на друга и что вообще нет никакой адаптации к новым условиям жизни, хотя это вряд ли можно всерьез утверждать в отношении видов, живущих в таких определенных и разнообразных условиях. Теперь, кажется, установлено — вопреки более старым утверждениям, — что лишайниковый гриб размножается только бесполом путем, и перед лицом этого, как мне кажется, ничего не остается, кроме как сделать предположение, что лишайники раньше обладали половым размножением, но что они утратили его, хотя все ли сделали это, возможно, еще не совсем точно.

Такое же предположение должно быть сделано в отношении базидиомицетов среди грибов и для большинства аскомицетов, поскольку в этих группах грибов половое размножение было "с уверенностью продемонстрировано только в нескольких родах". То, что в этих случаях также имела место дегенерация амфигонии до ее полного исчезновения, представляется вероятным для двух других групп грибов, зигомицетов и оомицетов, поскольку у них "снижение сексуальности, доходящее в некоторых случаях до полного исчезновения", может быть продемонстрировано даже у существующих форм. . Но можно ли предположить, что грибы, которые сейчас бесполое, больше не способны к новым адаптациям, и можно ли рассматривать их паразитические привычки как восполняющие каким-то образом отсутствие повторного слияния зародышевой плазмы, как предполагает ботаник Мебиус, я не в состоянии решить. Очевидно, что данные относительно амфимиксиса среди Грибов все еще неполны, и недавние исследования заставляют нас подозревать, что половое смешение может не отсутствовать, а только маскироваться. Данджард, Гарольд Уэджер и другие наблюдали, что слиянию ядер предшествует образование спор, и это можно рассматривать как амфимиксис, хотя конъюгирующие ядра принадлежат клеткам одного и того же растения, а иногда даже одной и той же клетке. Но хотя мы здесь имеем дело с набором фактов, которые пока не могут быть удовлетворительно сформулированы в терминах нашей теории, тем не менее ей не противоречит то, что амфимиксис должен полностью отсутствовать у высших грибов. Но этот факт противоречил бы теории истинного омоложения, поскольку, если бы амфимиксис действительно был условием продолжения жизни, ни один вид, как мы уже говорили, не смог бы продолжать существовать без него на протяжении бесчисленных поколений.

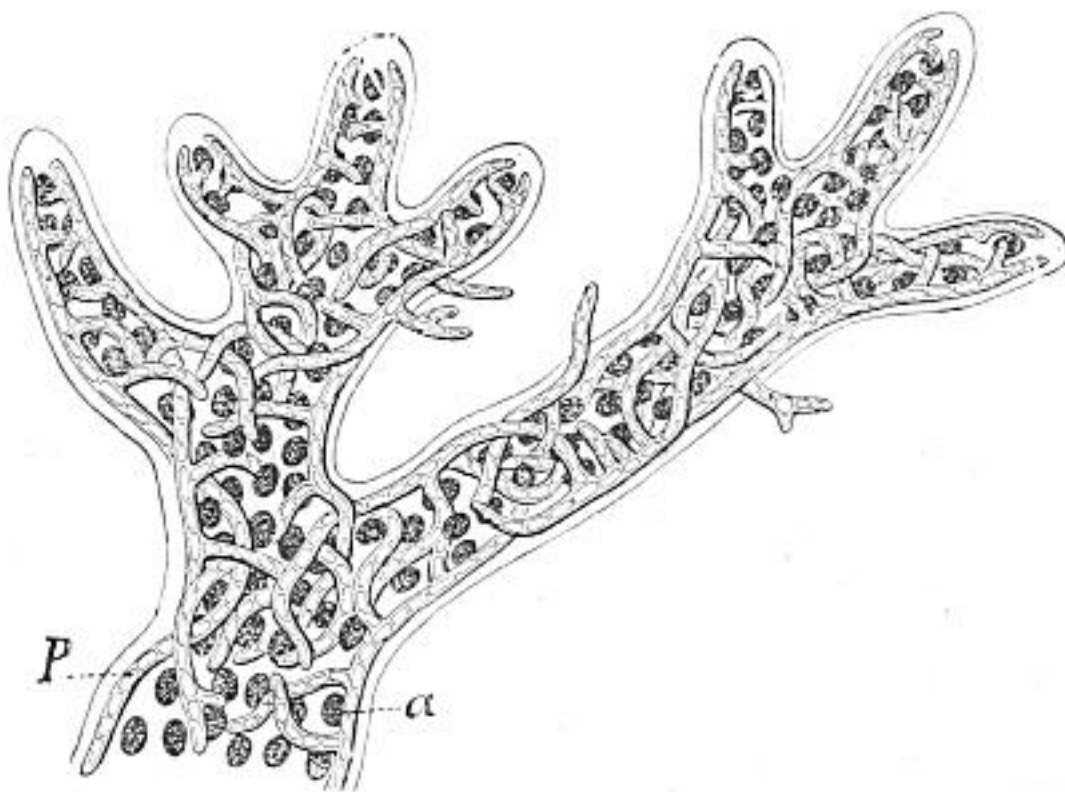


Рис. 38 (повторяется). Фрагмент лишайника (*Epebe kernerii*), увеличенный в 450 раз. *α*, зеленые клетки водорослей. *P*, грибовидные нити. По Кернеру.

Тот же аргумент справедлив и для высших растений, которые под влиянием культивирования стали чисто бесполоыми. Я имею в виду многие из хорошо заметных разновидностей наших культурных растений, которые размножаются исключительно или почти исключительно клубнями и побегами, как в случае с картофелем, маниоком, сахарным тростником, марантой арундиновой (*Maranta arundinacea*) и другими. Все эти факты можно легко согласовать с нашей интерпретацией значения амфимиксиса, хотя попытки использовать их в качестве доказательств против нашей теории предпринимались неоднократно. Таким образом, мы пришли к выводу, что, хотя многосторонние адаптации, то есть вариации, которые трансформируют растение в соответствии с косвенными влияниями новых условий жизни, не могут быть вызваны без постоянного смешивания зародышевой плазмы, простые модификации могут легко проявляться, хотя амфимиксис полностью отсутствует. Если дикорастущее растение навсегда перенести на хорошо удобренную грядку, вполне вероятно, что в нем произойдут определенные изменения, либо постепенно, либо сразу. Но это не адаптации; это, так сказать, прямые реакции организма, которые даже не требуют отбора, чтобы заставить их усиливаться, но зависят от влияния определенных детерминант зародышевой плазмы, и которые, подобно всем зародышевым вариациям, будут неуклонно следовать своим чередом до тех пор, пока их не остановит либо зародышевый, либо личный отбор. Когда данное растение подвергается воздействию этих новых и искусственных условий, рассматриваемые изменения рано или поздно проявляются, следуют своим чередом и продолжают нарастать до тех пор, пока это совместимо с гармонией структуры и функционирования растения, что зависит, как и во всяком индивидуальном развитии, от борьбы между частями, то есть от гистонального отбора. Только в

этом отношении полезность или вредность изменения значимости, поскольку личный отбор, борьба между особями, не влияет на культивируемые растения.

То, что такие модификации могут усиливаться и сохраняться на протяжении многих поколений, даже при бесполом размножении, зависит от того факта, что почкующиеся клетки содержат зародышевую плазму, а также зародышевые клетки, и если эти новые влияния вызывают изменение конкретных детерминант зародышевой плазмы в целом, вариация может передаваться от почки к почке, от побега к побегу и, таким образом, продолжать увеличиваться до тех пор, пока сохраняются новые условия, а также при амфигонном (обоеполом) размножении, где они передаются от зародышевой клетки к зародышевой клетке. Не исключено, что индивидуальная адаптация, то есть полезное приспособление, может быть осуществлено в ходе бесполого размножения, хотя маловероятно, что прямое воздействие привело бы к именно тем изменениям, которые были бы полезны в новых условиях. Но есть ряд случаев, которые были истолкованы именно таким образом. У некоторых из названных культурных растений сами репродуктивные органы дегенерировали, либо только мужские, либо только женские, либо оба одновременно; и некоторые наблюдатели, принимая гипотезу о наследовании функциональных модификаций, рассматривали это как прямой результат неиспользования в течение длительного периода бесполого размножения.

Оставляя в стороне это ошибочное предположение, мы можем спросить, каким образом бесполое размножение, например, картофеля клубнями, а не семенами, которое продолжалось исключительно в течение нескольких столетий, могло оказывать какое-либо влияние на цветение и семенообразование этого вида? На самом деле у большинства видов картофеля он не проявился, поскольку цветки и семена сейчас такие же плодовые, какими были, когда картофель был впервые обнаружен.

Независимо от того, используется ли пыльца цветка в той или иной из тысяч пыльцевых зерен, достигая рыльца другого растения того же вида, или все пыльцевые зерна бесполезно разбросаны по всему цветку, это никак не может повлиять на цветок так, чтобы вызвать дегенерацию; теория неиспользования не может быть применена в этом случае. То, что верно для картофеля, справедливо и для маниоки (*Manihot utilissima*), но, с другой стороны, многие из лучших сортов обычных фруктов - груш, инжира, винограда, ананасов и бананов — не содержат косточек. У *Маранты арундиновой* "вся замечательная структура цветка сохранилась, но отсутствуют пыльцевые зерна, то есть зародышевые клетки". Означает ли это постоянную дегенерацию половых органов, то есть ту, которая воплощена в основных компонентах вида, или это только результат чрезмерно обильного питания или других причин в условиях, влияющих на конкретное растение, можно решить только экспериментально. Вероятно, встречается и то, и другое. Например, обыкновенный плющ сейчас не цветет в северных частях Швеции и России, но он все еще цветет в южных провинциях. Если бы растения были завезены к нам из самой северной зоны распространения, они, по всей вероятности, цвели бы и плодоносили у нас, и в этом случае отсутствие цветения у этих растений должно было быть прямым следствием холодного климата. Но вполне возможно, что культурные растения во многих случаях становятся наследственно бесплодными, когда их постоянно размножают только почками, отводками и так далее, однако не из-за какого-либо прямого эффекта этого способа размножения, а из-за случайных вариаций зародышей. Ибо в отношении многих из них человек потерял всякий интерес к цветам и фруктам, как, например, в случае с картофелем; в других случаях он даже заинтересован в получении плодов без косточек.

В первом случае он вполне охотно воспользуется для размножения растениями с несовершенными цветками, если они в остальном пригодны и демонстрируют то, что он хочет в других отношениях; во втором случае он отдаст предпочтение особям с плодами без косточек и, таким образом, увеличит и усилит тенденцию к вырождению семян у соответствующей расы.

Все эти случаи вполне согласуются с нашей концепцией амфимиксиса, которую теперь, когда мы исследовали факты во всем животном царстве, мы можем резюмировать в следующих положениях. Во всем органическом мире, от одноклеточных организмов до высших растений и животных, амфимиксис теперь означает увеличение способности организма адаптироваться к условиям своей жизни, поскольку только благодаря амфимиксису становится возможной одновременная гармоничная адаптация многих частей. Он осуществляет это путем смешивания и постоянной рекомбинации идентификаторов зародышевой плазмы различных особей и, таким образом, дает процессам отбора возможность благоприятствовать выгодным вариационным тенденциям и устранять те, которые являются неблагоприятными, а также собирать и комбинировать все вариации, которые необходимы для дальнейшей эволюции вида. Это косвенное влияние амфимиксиса на способность организмов выживать и трансформироваться является фундаментальной причиной его повсеместного распространения и сохранения во всем известном царстве организмов, начиная с одноклеточных.

Причиной его *первого* появления среди низших форм жизни, должно быть, был прямой эффект, оказавший благоприятное влияние на метаболизм, и это до сих пор совпадает с последующим импортом амфимиксиса, поскольку его можно рассматривать не только как усиление способности к адаптации, но и как непосредственное увеличение и расширение способности к ассимиляции. В любом случае, амфимиксис не является необходимым для фактического сохранения самой жизни, но он создает богатство и разнообразие органической архитектуры, которые без него были бы недостижимы.

Если изолированные группы организмов отказались от амфимиксиса в ходе филогенеза, это произошло потому, что вследствие этого у них появились другие преимущества, которые дали им большую безопасность в борьбе за существование; но следует признать, что таким образом они утратили свою совершенную способность к адаптации и что они, таким образом, обменяли свое будущее на временное обеспечение своего существования.

В дополнение к этому вариационному влиянию амфимиксис также сыграл определенную роль в эволюции четко очерченных органических типов, особенно специфических; но об этом мы подробнее поговорим позже.

ЛЕКЦИЯ XXXI

ВЛИЯНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Различные способы и степени отбора—Изменения под влиянием окружающей среды—Избыток и недостаток пищи—Лошади и крупный рогатый скот Фолклендских островов—Ангорские животные—Защита от холода у арктических и морских млекопитающих—Растения-галлы—Эксперименты Негели с *иерархией*—Эксперименты с *Polyommatus phlaeas*—Искусственно выведенная *Ванесса*-абберации—Эксперименты Вехтинга по влиянию света на образование цветочных форм—Гелиотропизм и другие тропизмы—Первичные и вторичные реакции организмов—Гербстовский эксперимент "личинка лития" —Эксперименты Шманкевича с *Артемией*—Гусеницы Поултона с факультативной адаптацией к окраске—Изменение окраски у рыб, хамелеонов и т. Д. —Фактический объем тех воздействий, которые непосредственно вызывают органические изменения.

В ходе длинного цикла лекций мы посвятили наше внимание тем явлениям, которые имеют некоторое отношение к процессам отбора; мы попытались прояснить их способы и стадии и пришли к выводу, что все вариации, имевшие место в организмах с момента первого появления живой материи, направляются процессами отбора, то есть их направление и продолжительность определяются этими процессами, хотя они могут уходить корнями во внешние воздействия. Но не следует предполагать, что это руководство обусловлено исключительно тем единственным видом отбора, который мы, вслед за Дарвином и Уоллесом, называем "естественным отбором"; напротив, мы должны рассматривать это только как один из различных способов процессов отбора, обязательно происходящих между всеми живыми единицами, которые эквивалентны друг другу и которые, следовательно, должны поддерживать постоянную борьбу друг с другом за пространство и пищу. Если бы выражение "естественный отбор" не было уже так прочно закреплено в своем значении, я бы предложил использовать его в самом общем смысле для всех процессов отбора в совокупности, но мы должны придерживаться его первоначального значения и использовать его только для личного отбора.

Мы видели, что процессы отбора происходят даже между элементами зародышевой плазмы во всех организмах, обладающих зародышевой плазмой в отличие от массы тела, и что благодаря этим процессам возникают те наследственные индивидуальные вариации, которые при некоторых обстоятельствах составляют основу видовых преобразований.

Очевидно, что это может происходить двояким образом: во-первых, движение вариации, зарождающееся в зародышевой плазме, может продолжать усиливаться, пока не достигнет селекционной ценности, и тогда вступает "личный отбор", стремящийся сделать это общим достоянием вида. Но очевидно также, что вариационные тенденции, возникающие в зародышевой плазме, могут вообще никогда не приобрести значения для отбора, и тогда в большинстве случаев они будут продолжать существовать только в течение более длинной или более короткой серии поколений в качестве индивидуальных отличительных признаков, не передаваясь большому числу особей и не становясь постоянным признаком вида. Их устойчивость будет существенно зависеть от возможности смешивания с другими особями и от сокращения вдвое зародышевой плазмы, которая предшествует половому размножению. Рано или поздно эти индивидуальные особенности снова исчезают, как это часто можно наблюдать в случае аномалий или болезненных наклонностей у человека, в той мере, в какой они не ослабляют жизнеспособность. В последнем случае они приобретают селекционную ценность, хотя и только отрицательную.

Но даже совершенно индифферентные зародышевые вариации, которые не повышают и не понижают способность особи к выживанию, могут при определенных обстоятельствах увеличиваться и приводить к постоянным вариациям у всех особей вида, и это происходит, когда они обусловлены внешними воздействиями, которые затрагивают всех особей вида или конкретной рассматриваемой колонии, и именно этот вид изменений в организме мы сейчас изучим немного подробнее.

Обычный непрекращающийся, всегда активный отбор зародышей зависит, мы должны предположить, от колебаний питания внутри зародыша или неравномерности потока питательных веществ, циркулирующих внутри зародышевой плазмы. Вариации, которые он производит, могут, следовательно, быть различными у каждого индивидуума, поскольку эти флуктуации являются делом случая и могут влиять на детерминанты *A* у одного индивидуума и детерминанты *B*, *C* или *X* у другого или на чередующиеся группы из них. Или может случиться так, что гомологичные детерминанты *A* могут изменяться в положительном направлении у одного индивидуума и в отрицательном направлении у другого, в то время как у третьего они могут оставаться неизменными, и хотя одно и то же направление изменения детерминанты *N* может наблюдаться у многих индивидуумов, это, безусловно, произойдет не у всех, и еще в меньшей степени это произойдет у всех наряду с одинаковой комбинацией колебаний остальных детерминант. Только в этом случае вариация может приобрести определенный характер.

На *априорных* основаниях мы могли бы ожидать, что не только случайные колебания питания внутри зародышевой плазмы будут вызывать изменение ее элементов в том или ином направлении, но что также будут иметь место влияния более общего характера, особенно питания и климата, которые в первую очередь повлияют на организм в целом, а вместе с ним и на зародышевую плазму, и которые, следовательно, вызовут изменения либо во всех, либо только в определенных детерминантах. В этом случае все индивиды менялись бы одинаково, потому что на всех одинаково влияли бы одни и те же причины изменений.

Это действительно так; несомненно, что внешние воздействия, такие как те, которые исходят из окружающей среды или сред обитания видов, способны вызывать прямые вариации зародышевой плазмы, то есть постоянные, поскольку вариации наследственные. Мы уже упоминали об этом процессе и назвали его "индуцированным зародышевым отбором".

То, что такое влияние окружающей среды может вызывать изменения в *отдельных* организмах, достаточно очевидно; что, например, хорошее питание делает тело сильным и энергичным, что слишком обильная пища делает его толстым и вызывает дегенерацию, что недостаточное питание снижает его выносливость и энергию, - это хорошо известные факты. Мы должны исследовать, с одной стороны, до какой степени такие влияния способны вызывать изменения в индивидуальном организме в течение жизни, и, с другой стороны, более конкретно, насколько такие изменения или модификации сомы могут вызывать соответствующие вариации в детерминантной системе зародышевых клеток, и могут ли они передаваться и при каких обстоятельствах; ибо там, где это не так, не может быть постоянной наследственной вариации всего вида, и вариация будет сохраняться только до тех пор, пока сохраняются условия, которые ее породили, и вместе с ними снова исчезнет.

Влияние питания как причины вариаций часто переоценивалось. Старое утверждение, обошедшее все учебники со времен Джона Хантера, что желудок плотоядных животных может

быть преобразован растительной диетой в желудок травоядных, абсолютно бездоказательно. По крайней мере, Брандес, который не только подвергал критическому исследованию все утверждения в литературе по этому вопросу, но и проводил собственные эксперименты, считает это утверждение совершенно необоснованным. Все приведенные "случаи", в которых желудок чайки или совы, питавшейся зерном, трансформировался в орган с более сильными мышцами и покрытый роговыми пластинками, зависят, по мнению Брандеса, от неточного наблюдения. Следовательно, не может быть и речи о каком-либо наследовании этой фиктивной трансформации желудка, и идея о том, что такая фундаментальная гистологическая адаптация, как предполагаемая трансформация желудка птицы, питающейся зерном, должна возникать в результате прямого воздействия пищи, совершенно беспочвенна.

Но совсем иначе обстоит дело с чисто количественными различиями в питании. То, что скудный рацион неблагоприятно влияет на особей, несомненно, и мы, безусловно, вправе рассмотреть вопрос о том, не окажет ли это воздействия на зародышевые клетки, причем такого, которое будет соответствовать изменениям, вызванным в организме, так что, если бы скудное питание продолжалось в течение многих поколений, произошло бы наследственное вырождение вида, которое не исчезло бы сразу, хотя животные были переведены в более благоприятные условия.

Мы, конечно, ничего не знаем о том, в какой степени мельчайшие детерминанты зародышевой плазмы, все количество зародышевой плазмы или уменьшенный размер зародышевой клетки могут иметь внутреннее отношение к малости животного, которое развивается из них, но, конечно, нельзя считать абсурдным предположение, что существует какая-то такая связь. Мне не известны эксперименты, доказывающие, что скудное питание приводит к прогрессирующему уменьшению размеров тела. Карл фон Войт заметил, что собаки одного и того же помета вырастали до очень разных размеров тела в зависимости от того, получали они обильную или скудную пищу, но было бы трудно сделать животных маленькими из-за скудной пищи и в то же время сохранить их способными к размножению, и, таким образом, отсутствуют доказательства наследования карликовости. Более того, эксперименты, проведенные самой Природой, никогда не бывают вполне убедительными, потому что мы никогда не можем определенно исключить косвенное влияние изменившихся обстоятельств. Случай с одичавшими лошадьми Фолклендских островов, столь часто упоминаемый со времен Дарвина, которые стали маленькими "из-за влажного климата и скудной пищи", мне кажется, из всех известных случаев такого рода тот, который мы с наибольшей готовностью должны приписать прямому эффекту продолжающегося скудного питания; но даже здесь мы не можем полностью исключить возможность взаимодействия какого-либо рода адаптаций к очень специфическим условиям жизни на этих островах, что касается диких лошадей. Мне не удалось найти никаких записей о более современных точных исследованиях ни в отношении этих диких лошадей, ни в отношении других, которые выращиваются на Фолклендах в условиях одомашнивания. Однако сам Дарвин в Дневнике своего знаменитого путешествия рассказывает нам много интересного о млекопитающих Фолклендских островов. Крупный рогатый скот и лошади были завезены туда в 1764 году французами, и с тех пор их численность значительно возросла; они бродят в дикой природе большими стадами, и крупный рогатый скот поразительно велик и силен, в то время как лошади, как дикие, так и ручные, довольно малы и настолько утратили свою первоначальную силу, что их нельзя использовать для ловли дикого скота с помощью лассо, и для этой цели лошадей приходится ввозить из Ла-Платы. Из этого контраста между лошадьми и крупным рогатым скотом мы можем, по крайней мере, заключить, что лошади становятся меньше не только из-за "скудной пищи", но и из-за климатических условий в целом.

Произойдет ли общая изменчивость, произошедшая у лошадей, которые жили там в дикой природе в течение ста лет, в течение одной жизни, или это кумулятивное явление, еще предстоит решить.

Аналогичные заявления, по большей части еще более неопределенные, делаются в отношении изменений в шерсти коз, овец, крупного рогатого скота, кошек и овчарок, которые связываются с климатическим влиянием. Говорят, что суровый климат многих высокогорий, таких как Тибет и Ангора, непосредственно привел к появлению длинношерстных пород. Но нет доказательств, что адаптация или искусственный отбор также не играли роли, и тот факт, что похожие длинношерстные породы возникли среди кроликов и морских свинок в совершенно разных местах и при совершенно разных климатических условиях, но под непосредственным присмотром человека, говорит в пользу нашего предположения. Но, с другой стороны, не кажется невозможным, что климат может оказывать вариационное влияние на определенные детерминанты зародышевой плазмы, поскольку мы уже видели, что влияние культивирования может побуждать растения и животных к наследственным вариациям и что тем самым могут быть вызваны медленно нарастающие нарушения равновесия детерминантной системы, которые могут внезапно найти заметное выражение в виде "мутаций". Но вероятность того, что таким образом могут возникнуть *адаптации*, то есть преобразования, соответствующие изменившемуся климату, невелика. Густой мех арктических млекопитающих, безусловно, не является прямым следствием холода, хотя он развился у всех арктических животных, не только у современных белых медведей, лисиц и зайцев полярных регионов, но и у косматых мамонтов дилювиальной Сибири, чьи современные тропические родственники, слоны, имеют почти голую кожу. Другой интересный случай, недавно обнаруженный, показывает, что группа животных, которые, в соответствии с их исключительно тропическим распространением, имеют лишь умеренно развитый волосяной покров, могут при миграции в холодную страну обрести таким же хорошим мехом, как и представители других семейств. Я имею в виду одну из высших обезьян, *Rhinopithecus roxellanae*, которые живут группами в лесу на высоких горах Тибета, несмотря на то, что снег лежит там шесть месяцев[26].

[26] See Milne-Edwards, *Recherches pour servir à l'histoire nat. d. mammifères*, Paris, 1868-74.

Но мы, несомненно, совершили бы ошибку, если бы рассматривали густую шерсть этих обезьян как прямую реакцию организма на холод. Мы сразу видим, что этого не может быть, если сравним их с морскими млекопитающими, которые в этом отношении так же сильно отличаются друг от друга, но при этом подвергаются воздействию такой же низкой температуры. Кит и дельфин совершенно голые, абсолютно безволосые, но тюлени покрыты густой шерстью. Это поразительное различие, очевидно, связано с образом жизни; киты всегда остаются в воде, тюлени часто покидают ее и поэтому нуждаются в волосатой шерсти, особенно в более холодном климате, поскольку в противном случае они слишком быстро охлаждались бы за счет испарения воды с их тел. С другой стороны, для китов даже очень густой волосяной покров не был бы достаточным средством защиты от холода, поскольку вода является гораздо лучшим проводником тепла, чем воздух, и поэтому им было необходимо покрыться хорошо известным толстым слоем ворвани, отложением жира, залегающего под кожей, и это — после того, как он однажды развился — сделало волосяную оболочку излишней, так что она исчезла. Тюлени, несомненно, также обладают слоем жира под кожей, но только у самых крупных из них он обеспечивает достаточную защиту от охлаждающего эффекта испарения, когда они выходят на сушу или на лед, и поэтому только у этих более крупных заметно выродился волосяной покров,

как, например, у моржа и морского льва; у всех более мелких тюленей, у которых масса тела намного меньше, волосяной покров обязательно очень толстый и защищен от намокания тем, что он очень жирный, потому что слоя жира под кожей было бы недостаточно, чтобы предотвратить чрезмерное увлажнение. охлаждение на суше. Но густой волосяной покров *образуется* от холода не больше, чем слой жира. Как показал Кюкенталь, все эти признаки являются адаптациями и могут зависеть здесь, как и везде, от естественного отбора и от "колеблющихся" вариаций зародышевой плазмы, на которых основан этот процесс. Они направляются личным отбором, потому что в них есть необходимость, и они производятся и дополняются зародышевым отбором.

Во всех этих случаях *прямое* воздействие внешних воздействий не имеет никакого отношения к делу, но в других случаях это само по себе вызывает полное изменение, которое тогда ограничивается индивидуумом и вообще не затрагивает вид в целом.

Растительные галлы представляют собой поразительную иллюстрацию экстраординарных изменений, которые могут быть вызваны в организме или в его частях внешним воздействием в ходе индивидуальной жизни. В этом случае исключается всякая возможность адаптации со стороны растения. Желчь может зависеть только от прямого воздействия раздражителя, оказываемого молодым животным, личинкой, на окружающие его клетки; и все же эти клетки в значительной степени изменяются, наполняются крахмалом или образуют древесный слой, выделяют в больших количествах особые вещества, такие как дубильная кислота, или развивают волоски, мохообразные наросты, пигменты и так далее, которые иначе не встречаются в этой конкретной части растения. С тех пор как Адлер и Байеринк доказали, что это не яд, переносимый животным-матерью в лист или почку при откладывании яиц, который приводит к образованию желчи, вопрос стал несколько яснее. Теперь мы можем понять, что различные стимулы последовательно воздействуют на клетки, окружающие личинку, и что упорядоченная последовательность этих воздействий и точно распределенная стимуляция побуждают клетки к различной активности, будь то простой рост и размножение в заданном направлении, или секреция дубильной кислоты, или образование древесины, или отложение запасного материала, и так далее. Даже слабые движения молодой личинки могут служить стимулом, который усиливается по мере ее роста; затем движения, совершаемые личинкой при кормлении, и не в последнюю очередь различные выделения, исходящие из слюнных желез животного, которые должны содержать некоторые вещества, способные действовать как стимулы и, вероятно, изменяющие свой характер с течением времени. Все эти факторы должны действовать как специфические стимулы для растительных клеток, влияя и модифицируя их процессы роста и метаболизма в том или ином направлении. По крайней мере, в принципе, если не в деталях, мы понимаем возможность того, что благодаря упорядоченной последовательности и точному уравниванию этих различных клеточных стимулов действительно чудесная структура желчи может быть создана как результат прямого воздействия, осуществленного только один раз, желчным насекомым на части растения. Но способность животного оказывать на растение такую последовательность тонко дифференцированных раздражителей должна быть отнесена к длительным процессам отбора, и таким образом можно понять структуру желчи, которая приспособлена к своему назначению вплоть до мельчайших деталей. Предположение о веществах, которые даже в ничтожных количествах могут действовать как специфические клеточные стимуляторы, которое нам требуется сделать в этой попытке объяснить галлы, больше не лишено подтверждения, поскольку мы находим аналогии в йодтирине Бауманна, специфических выделениях тимуса и

надпочечных телец у высших животных, не говоря уже об "антитоксинах" патогенных бактерий, которые известны только по их действию.

Случай с желчью растений, таким образом, представляет большой теоретический интерес, потому что мы можем исключить всякую подготовку клеток растения к раздражителям, оказываемым животным, поскольку желчь совершенно бесполезна для растения, хотя многие пытались обнаружить какую-то полезность. Таким образом, мы имеем здесь явный случай модификации вследствие воздействия внешних воздействий, проявленного только один раз, адаптации животного к способу реакции определенных тканей растения.

Можно было бы предположить, что если бы какое-либо наследование соматогенных модификаций, какая-либо передача приобретений личиночной части зародышевой части вообще были возможны, то это произошло бы в данном случае, поскольку многие виды желчных насекомых ежегодно в большом количестве нападают на растения, особенно на дубы. Фактически утверждалось, что галлы могут возникать спонтанно, то есть без присутствия желчного насекомого. Но никаких доказательств этому так и не было найдено, и тот факт, что никто не обратил на это утверждение никакого внимания, вероятно, подразумевает бессознательное осуждение гипотезы о возможности передачи приобретенных признаков.

Часто обсуждаемыми экспериментами Негели на бражнике (*Hieracium*) было доказано, что гораздо менее специализированные внешние воздействия могут вызывать изменения, которые не являются наследственными. Альпийские виды бражника значительно варьировали в своем облике на богатой почве Ботанического сада Мюнхена, но их потомки, перенесенные на бедную кремнистую почву, вернулись к облику альпийских видов. Таким образом, изменения, произошедшие в садовой почве, были соматическими и, как я их назвал, "преходящими", и они не зависели от вариаций зародышевой плазмы. В отношении этих экспериментов можно возразить, что они продолжались недостаточно долго, чтобы доказать, что наследственные вариации также не возникли бы вследствие изменившихся условий. Но в любом случае они доказывают, что заметные изменения во всем организме растения могут происходить без каких-либо очевидных изменений зародышевой плазмы. Это, однако, не означает, что возможность вариаций зародышевой плазмы в результате таких прямых внешних воздействий оспаривается. Мы должны предполагать их возникновение на *априорных* основаниях, если мы относим — как мы уже делали — индивидуальные наследственные вариации к колебаниям в питании отдельных детерминант зародышевой плазмы. Вероятно, что многие общие изменения в питании или климатические факторы влияют на зародышевую плазму так же, как и на сому, и ни в коем случае нельзя исключать, что причиной изменения являются не все, а только определенные детерминанты.

Доказательство этого можно найти в результатах экспериментов, проведенных над маленькой красно-золотистой огненной бабочкой (*Polyommatus phlæas*), на которую я кратко ссылался в предыдущей лекции. Эта маленькая дневная бабочка семейства *Lysænidae* имеет широкое распространение и встречается в двух климатических разновидностях. На крайнем севере, а также во всей Германии верхняя поверхность красно-золотистая с узким черным внешним краем, но на юге Европы красно-золотистый цвет почти вытеснен черным. Я вырастил гусениц в Германии из яиц *P. phlæas*, найденных в Неаполе, и подвергал их воздействию относительно низкой температуры сразу после того, как они достигли стадии куколки (10 ° C). Появились бабочки, которые были не такими черными, как неаполитанские, но значительно темнее

немецкой формы. И наоборот, немецкие куколки подвергались воздействию большего тепла (38 ° C), и это дало начало бабочкам, которые были гораздо менее огненно-золотистыми и значительно более черными, чем обычная немецкая форма. Если бы мне пришлось повторить эти эксперименты, я бы использовал гораздо более низкую температуру в случае холодных экспериментов, потому что теперь мы знаем из экспериментов Стандфуса, Э. Фишера и Бахметьева, что большинство куколок дневных бабочек могут выдерживать температуру ниже нуля в течение значительного времени; вероятно, тогда результаты были бы еще более заметными.

Но даже исходя из результатов моих предыдущих экспериментов, мы вправе заключить, что почернение верхней поверхности крыла на самом деле является прямым результатом повышения температуры в период созревания куколки, и что чистый красно-золотой цвет является результатом снижения температуры. Аналогичные эксперименты, проведенные Меррифилдом с английскими *Phlaeas* куколками, в точности совпадают с моими. Но из этих экспериментов мы можем сделать следующий вывод, что и тепло, и холод вызывают лишь незначительные вариации у отдельных куколок, и что чистый красно-золотой цвет северной формы и черный цвет южной являются результатом длительного процесса наследования и накопления, в ходе которого зародышевая плазма была вызвана изменением соответствующих детерминант, так что они дают соответствующие северные и южные формы даже при менее экстремальных температурах.

Поскольку следует предположить, что эти детерминанты присутствуют не только в зачаточной части крыла куколки, но также и в зародышевых клетках, изменение температуры должно влиять на обе, и, в соответствии с непрерывностью зародышевой плазмы, каждое изменение этих детерминант, каким бы незначительным оно ни было, будет продолжаться в следующем поколении. Таким образом, становится понятным, что соматические вариации, такие как почернение крыльев из-за теплоты, по-видимому, непосредственно наследуются и накапливаются в течение поколений; в действительности, однако, передается не само соматическое изменение, а соответствующая вариация, вызванная тем же внешним воздействием в соответствующих детерминантах зародышевой плазмы внутри зародышевых клеток, другими словами, в детерминантах следующего поколения.

Эта интерпретация этих экспериментов, которую я предложил несколько лет назад, была подтверждена несколькими способами в отношении различных других суточных чешуекрылых. Используя температуру всего 8 ° C. В случае свежих куколок различных видов *Vanessa* Стэндфуссу и Меррифилду, и особенно Э. Фишеру, удалось добиться значительных отклонений в окраске взрослых насекомых - так называемых аберраций, которые ранее встречались лишь очень редко и поодиночке в естественных условиях. Отклонения от нормы, несомненно, должны быть приписаны воздействию холода, но из этого не следует, что это новые формы, которые внезапно возникли, как многие предполагали без дальнейших экспериментов. Дикси, с другой стороны, попытался установить путем сравнения различных видов *Vanessa* филогенетическое развитие их отметин и обнаружил, что эти аберрации, вызванные холодом, являются более или менее полным возвратом к более ранним филогенетическим стадиям. Что касается обыкновенной маленькой раскрашенной дамы (*Ванессы кардуи*), маленькой черепаховой бабочки (*Vanessa urticae*), "Адмирала" (*Ванессы аталанты*), павлина (*Ванессы ио*) и большой панцирной черепахи (*Ванессы полихорос*), я могу согласиться с этой интерпретацией, и делаю это тем охотнее, что несколько лет назад я предположил, что смена поколений чешуекрылых с

сезонным диморфизмом может быть следствием рассматривается как реверсия. Но это ни в коем случае не исключает возможности того, что холод или тепло могут вызывать aberrации, отличные от атавистических. Теоретически против этого ничего нет. Тем не менее, мы не должны без должного рассмотрения сравнивать эти внезапно возникающие вариации со спортивными сортами растений, которые мы уже обсуждали; между двумя наборами случаев есть важное различие. У чешуекрылых единичное вмешательство, длящееся лишь короткое время, изменяет маркировку крыльев, но у разновидностей растений видимому появлению вариации предшествует длительный период подготовительных изменений в зародышевой плазме. Этот период, необходимый для вступления в силу внешних воздействий, уже был признан Дарвином, и недавно Де Фриз назвал его "периодом предмутаии".

Теоретически мы можем объяснить эти замечательные отклонения следующим образом: на детерминанты крылевых чешуек в зачатке крыла молодой куколки холод влияет по-разному, некоторые виды детерминант он усиливает, другие заметно ослабляет, даже, так сказать, калечит, и таким образом одна цветовая зона распространяется на поверхности крыла больше, чем обычно, другая меньше, в то время как третья полностью подавляется. То, что это нарушение равновесия между детерминантами обычно приводит к развитию филетически более древнего паттерна маркировки, приводит нас к выводу, что в зародышевой плазме современного вида *Vanessa* в дополнение к современным должно содержаться определенное количество детерминант предков. Мы могли бы даже спросить, не были ли они способны переносить холод лучше, чем их современные потомки, поскольку их первоначальные обладатели, старые виды ледникового периода, были привычны к большему холоду, но этой идее противоречат эксперименты Э. Фишера, которые показывают, что те же самые отклонения вызываются аномально высокой температурой. То, что старые предковые детерминанты присутствуют в зародышевой плазме современных видов в *разном* количестве, я склонен заключить из того факта, что среди большого числа экспериментов, проведенных мной в течение нескольких лет, отклонения всегда происходили в очень разном количестве у разных выводков, хотя были предприняты величайшие меры для того, чтобы условия были как можно более схожими; абсолютно одинаковыми, конечно, они никогда не бывают.

Но это завело бы меня слишком далеко, если бы я стал вдаваться в подробное обсуждение этих случаев, которые еще не были полностью проработаны; необходимо упомянуть еще только об одном, а именно о том, что aberrации, вызванные холодом, в определенной степени передаются по наследству. Стэндфуссу впервые удалось заставить размножаться несколько aberrантных экземпляров *Vanessa urticae*, и из их яиц он вывел бабочек, у которых было гораздо меньшее отклонение от нормы, которое, однако, все еще было настолько определенным, что его нельзя было рассматривать как случайное. Мне самому удалось сделать то же самое, но отклонение в данном случае было гораздо меньшим. Но то, что эти наблюдаемые случаи справедливо относят к простуде, которой подверглись их родители, доказывается другими наблюдениями, недавно опубликованными Э. Фишером. Они относятся к одной из бомбицид (*Arctia caca*), которая летает днем и, соответственно, имеет веселую и очень четкую маркировку и окраску. Большое количество куколок подвергалось воздействию холода при температуре 8° C, и некоторые из них приобрели поразительные и очень темные aberrантные формы (рис. 129, А). Пара из них дала оплодотворенные яйца; в потомстве, которое выращивалось при нормальной температуре, среди гораздо более многочисленных нормальных форм было несколько (17), которые демонстрировали aberrацию родителей, хотя и в значительно меньшей степени (рис. 129, Б).

Это показывает, что холод затронул не только зачатки крыльев родительских куколок, но и зародышевую плазму, и в то же время это последнее изменение было менее выраженным, чем изменение детерминант зачатков крыльев. Это приводит к *видимости* передачи приобретенных символов.

В случае многих из этих холодовых аберраций у чешуекрылых холод вызывает вариации, но делает это не за счет создания чего-либо нового, а за счет преобладания первичных компонентов, которые присутствовали долгое время, но обычно подавлялись, и так же обстоит дело и с растениями. Я имею в виду, например, интересные эксперименты Вехтинга по влиянию света на формирование цветов в фанерогах. Они показали, что обыкновенный бальзамин (*Impatiens noli me tangere*) распускает свои знакомые открытые цветки при сильном освещении, но при слабом освещении распускает только маленькие, закрытые, так называемые "клейстогамные" цветки. Но было бы совершенно ошибочно предполагать, что сильный или слабый свет является действительной причиной, *causa materialis* этих двух форм цветов: степень освещения - это просто стимул, который побуждает к развитию ту или иную из первичных составляющих, поскольку оба вида присутствуют в строении растения. Как давно известно, бальзамин обыкновенный имеет два вида цветков, и их дремлющие первичные составляющие расположены так, что открытые цветки развиваются там, где есть вероятность посещения насекомыми и перекрестного оплодотворения, то есть в солнечную погоду или при ярком освещении, в то время как закрытые и незаметные цветки, приспособленные к самооплодотворению, развиваются при слабом освещении, то есть в тенистых местах и в скрытых частях растения, где посещения насекомых ожидать не следует.

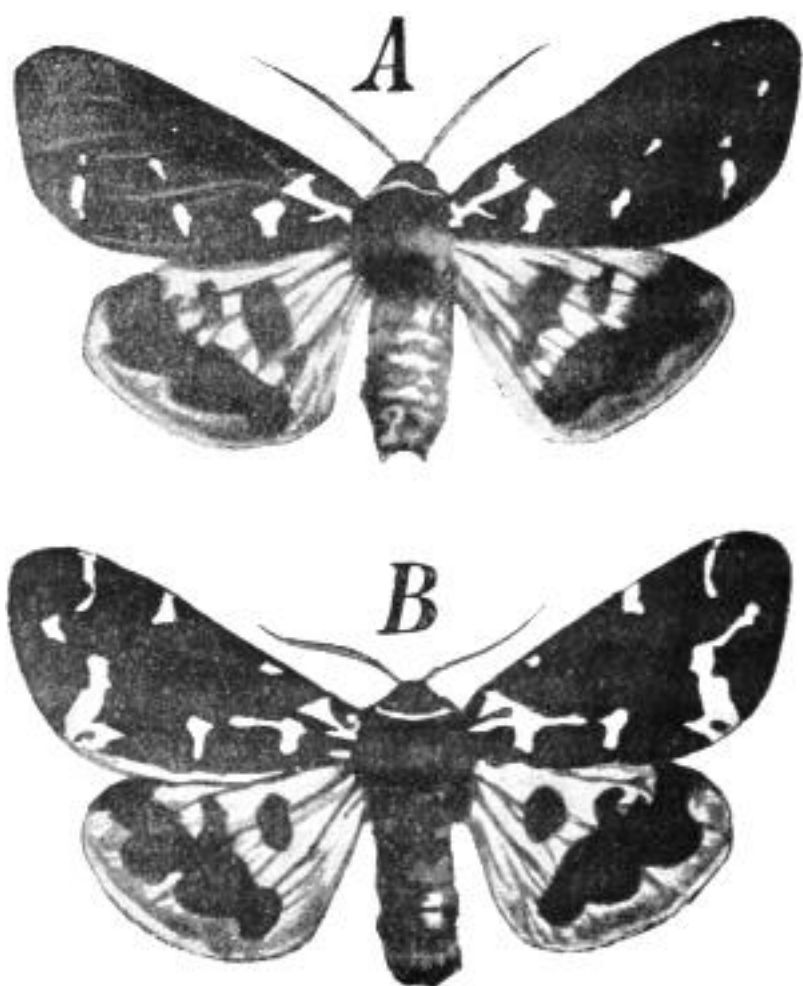


Рис. 129. А, aberrация *arctia caja*, вызванная низкой температурой. В, самый дивергентный представитель своего потомства. После Э. Фишера.

Среди растений мы находим тысячи примеров таких реакций организма на внешние раздражители — реакций, которые не имеют первичной природы, то есть не являются неизбежными следствиями строения растения, но которые зависят от приспособления особого строения вида или группы видов к специфическим условиям их жизни. К этой категории относятся все явления гелиотропизма, геотропизма и хемотропизма, которые были открыты многочисленными и превосходными наблюдениями физиологов растений. То, что все это является адаптацией и вторичными реакциями на раздражители, доказывается тем фактом, что одни и те же раздражители воздействуют на гомологичные части тела разных видов совершенно по-разному, а часто и противоположно. Например, в то время как зеленые побеги большинства растений поворачиваются к свету, являясь положительно гелиотропными, выходящие побеги плюща и тыквы отрицательно гелиотропны, что является адаптацией к лазанию. В этом случае причина различия в способе реакции, должно быть, кроется в различном строении клеточного вещества побега, и поскольку оно может столь сильно различаться по своему отношению к свету, способность растительного вещества в целом реагировать на свет должна рассматриваться не как первичный признак, подобный удельному весу металла или химическому сродству кислорода и водорода, а как адаптация живого и изменчивого вещества к особым условиям жизни. И происхождение этих приспособлений должно зависеть от процессов отбора, и только от них. В этом как раз и заключается разница

между живой и неживой материей: первая изменчива в высокой степени, вторая - нет; это фундаментальное различие, от которого зависит вся возможность возникновения живого мира.

У животных мы также должны различать прямые эффекты внешнего воздействия, к которым организм еще не приспособлен, и те реакции, которые предполагают заранее установленное приспособление к раздражителю. То есть мы должны различать первичные и вторичные реакции.

Например, Хербст изготовил искусственную морскую воду, в которой натрий был частично заменен литием, и яйца морских ежей развились в этой искусственной морской воде в очень расходящихся личинок своеобразного строения. Здесь мы имеем дело с первичной реакцией организма на изменившиеся условия жизни — не с адаптацией, не с подготовленной реакцией. Соответственно, эти "литиевые личинки" в конце концов погибли.

Увеличивающуюся черноту *Polyommatus phlæas*, которую мы уже обсуждали, также следует рассматривать как первичную реакцию, но не как вариации — часто неправильно интерпретируемые — тех видов *артемии*, которые обитают в рассольных бассейнах Крыма, в отношении которых Шманкевич показал, что при уменьшении количества соли в воде они претерпевают определенные изменения, которые приближают их к пресноводной форме *Branchipus*, в то время как при увеличении количества соли они различаются по форме. в противоположном направлении. Вероятно, это адаптация к периодически меняющейся солености их среды обитания.

В этом не может быть никаких сомнений в случае с гусеницами разных семейств, в отношении которых Поултон показал, что в ранней молодости они обладают способностью точно приспосабливаться к цвету случайного окружения. Очевидно, что защита, которую гусеница получила бы от того, что она была бы окрашена *приблизительно* так же, как ее окружение, была бы недостаточной, например, потому, что окружение может быть очень разнообразным, поскольку этот вид питается разными, разнообразно окрашенными растениями и их частями. Таким образом, возникла факультативная адаптация. Отбор породил необычайно специализированную восприимчивость различных клеточных элементов кожи к различиям в освещенности, и результатом этого является то, что кожа гусеницы неизменно приобретает окраску, которая отражается на ней в первые несколько дней ее жизни, от растений и их частей, которыми она окружена. Так, гусеницы одной из геометрид, *Amphidasis betularia*, приобретают окраску ветки, между которыми они сидят, и могут становиться черными, коричневыми, белыми или светло-зелеными совершенно независимо от их пищи, в зависимости от цвета веток (или бумаги), среди которых они выращиваются.

Изменение цвета у рыб, амфибий, рептилий и головоногих моллюсков зависит от гораздо более сложных адаптаций. В их случае присутствует рефлекторный механизм, который передает световой стимул, воздействующий на глаз, в мозг, и там возбуждает определенные нервы кожи; они, в свою очередь, заставляют подвижные клетки кожи, которые обуславливают окраску, изменяться и перестраиваться таким образом, который необходим для гармонизации цвета. От этого зависит изменение окраски знаменитого хамелеона, а также едва ли менее поразительный случай с древесной лягушкой, которая становится светло-зеленой, когда сидит на деревьях, но темно-коричневой, когда содержится в темноте. Все это вторичные реакции организма, при которых внешний стимул, так сказать, используется для высвобождения адаптивных вариаций, либо постоянных, либо временных. У гусениц изменения цвета

постоянны, то есть только молодая гусеница принимает цвет окружающей среды; позже он не меняется, даже когда ее подвергают другому освещению или намеренно помещают на пищевое растение другого цвета. У рыб, лягушек и каракатиц, напротив, реакция цветковых клеток на свет длится лишь немного дольше, чем световой стимул, и меняется вместе с ним.

Целесообразность такой разницы в реакции очевидна.

Мы не можем сказать, до какой степени прямое влияние внешних условий эффективно воздействует на зародышевую плазму или насколько благодаря постоянно повторяющимся незначительным изменениям детерминанты и определяемые ими части тела могут изменяться в ходе поколений; то есть, насколько большую роль это прямое влияние климата и пищи может играть в трансмутации видов. Мы не можем дать ответа на основании опыта, потому что существует полное отсутствие совершенно удовлетворительных и ясных экспериментов; мы только в нескольких случаях знаем, насколько велики изменения, которые могут быть вызваны в организме в течение индивидуальной жизни с помощью любого из этих факторов. В большинстве случаев неясно, действительно ли наследственные эффекты играют какую-либо роль, то есть затрагивается ли сама зародышевая плазма. Но если мы хотим быть теоретически ясными относительно того, как далеко могут заходить прямые климатические воздействия, мы можем сказать следующее: они могут действовать до тех пор, пока не вызывают нарушений в жизни соответствующего вида, ибо в тот момент, когда такое прямое воздействие начинает наносить ущерб виду, вступает личный отбор и, отдавая предпочтение особям, которые наименее сильно реагируют на климатический стимул, подавляет вариацию. Если бы в любом случае это было физически невозможно, вид вымер бы в данном климате. Тот факт, что вид растения или животного имеет климатические ограничения, указывает на то, что особи, выходящие за их пределы, подвергаются влияниям, которые делают жизнь невозможной и которые естественный отбор не в состоянии нейтрализовать. Здесь мы сталкиваемся лицом к лицу с одним из ограничений сферы действия естественного отбора. Нет сомнения, что влияние окружающей среды всегда должно оказывать мощное воздействие на соматический индивидуум, но мы видели на примере альпийских растений и галлов, как далеко может зайти это воздействие, не оставляя никаких следов в зародышевой плазме.

ЛЕКЦИЯ XXXII

ВЛИЯНИЕ ИЗОЛЯЦИИ НА ФОРМИРОВАНИЕ ВИДОВ

Введение—Изолированные регионы богаты эндемичными видами — Является ли изоляция условием происхождения видов?—Мориц Вагнер, Романес—"Амиктические" местные формы, бабочки Сардинии, Альп и арктической зоны—Периоды постоянства и вариации видов—Амиксия, вызванная зародышевым отбором—Дрозды Галапагосских островов—Вмешательство полового отбора—Колибри-Центральноамериканские дрозды—Ткачихи Южной Африки—Papilionidae Малайского архипелага—Естественный отбор и изоляция—Улитки Сандвичевых островов—Влияние периодов вариации—Сравнение со съедобной улитой и с птицами—

ткачихами. фауна улиток Ирландии и Англии —Изменившиеся условия не всегда приводят к вариациям—Краткое содержание.

В предыдущей лекции я попытался показать с помощью дарвиновских аргументов и примеров, насколько важно для каждого вида в отношении его трансмутации общение с другими видами, обитающими с ним на той же территории. Мы видели, что "условия жизни" действовали как определяющий фактор в составе ассоциации животных и растений столь же важно, как и любые климатические условия вообще, и, действительно, Дарвин оценивал влияние жизненных ассоциаций еще более высоко и приписывал им еще большую способность вызывать адаптацию, чем он приписывал физическим условиям жизни.

Следовательно, мы готовы признать, что даже переход вида в другую фауну или флору может вызвать его изменение, и это происходит, когда вид постепенно расширяет область своего распространения, так что он проникает в регионы, которые содержат существенно отличающиеся ассоциации форм жизни. Но эти миграции не обязательно являются постепенными, то есть обусловленными медленным расширением первоначальной области распространения в течение поколений по мере увеличения численности вида; они также могут происходить внезапно, когда изолированные особи или небольшие группы вида каким-то необычным образом преодолевают естественные границы старого ареала и достигают какого-то отдаленного нового региона, в котором они способны процветать.

Видовые колонии такого рода могут возникать благодаря вмешательству человека, который широко распространил многих из своих домашних животных и растений по земле, но который также намеренно или непреднамеренно вытеснил многих диких животных и растения из их первоначального ареала в отдаленные части земли, как, например, когда английские смирные пчелы были завезены в Новую Зеландию с целью обеспечения оплодотворения клевера; но такие колонии также возникают в тысячах случаев независимо от вмешательства человека, и средства, с помощью которых они создаются, очень разнообразны. Маленькие певчие птички иногда сбиваются с пути штормами и уносятся далеко за море, чтобы найти, если им улыбнется удача, новый дом на каком-нибудь отдаленном океаническом острове; пресноводные улитки, только что вышедшие из яйца, заползают на широкие перепончатые лапы или в оперение дикой утки или какой-нибудь другой перелетной птицы, и разносятся ими далеко по суше и морю и, наконец, попадают в отдаленное болото или озеро. Это, должно быть, случается нередко, о чем свидетельствует широкое распространение наших центральноевропейских пресноводных улиток на север и юг. Но наземные улитки также могут, хотя и более редко, переноситься при пассивной миграции далеко за пределы, которые, по-видимому, непроходимы, о чем свидетельствует присутствие наземных улиток на отдаленных океанических островах.

Сандвичевы острова находятся более чем в 4000 километрах от американского континента; они возникли как вулканы посреди Тихого океана; и все же они обладают богатой фауной наземных улиток, зачатки которой могли появиться на них только в результате случайного завоза отдельных улиток, перенесенных заблудшими наземными птицами. Чарльз Дарвин был первым, кто попытался исследовать проблему колонизации океанических островов животными обитателями, и глава в *"Происхождении видов"*, посвященная географическому распределению животных и растений, до сих пор составляет основу всех исследований, направленных на этот вопрос. Из них мы узнаем, что многие наземные животные, от которых этого нельзя было бы

ожидать по *априорным* причинам, могут быть случайно унесены океаном, либо, как в случае с бабочками и другими летающими насекомыми, а также птицами и летучими мышами, будучи сбиты с пути ветром, либо будучи скрытыми — либо в виде яиц, либо в виде полностью сформировавшихся животных — в расщелинах плавника, где они могут длительное время противостоять обычно разрушительному воздействию соленой воды. Таким образом, яйца некоторых низших ракообразных (*Daphnidae*), которые в большом количестве содержатся в иле пресной воды, могут переноситься с некоторым количеством ила на лапах птиц, и это может происходить также с инфузориями и другими одноклеточными, а также с гораздо более высокоорганизованными коловратками. Во всех этих случаях и во многих других иногда может случиться так, что отдельные особи или по несколько за раз могут быть унесены далеко в поле и могут достичь регионов, из которых их собратья того же вида полностью исключены. Если они будут там процветать, они могут основать колонии, которые постепенно распространятся по всей изолированной территории, насколько это позволит создать благоприятные условия для жизни.

Но океанические острова - не единственные примеры изолированных регионов; горы и хребты, возвышающиеся посреди равнины, также образуют изолированные районы для обитающих в горах растений или животных, которые не обладают большой способностью к миграции. Точно так же морские животные могут быть полностью изолированы друг от друга сухопутными барьерами, как, например, обитатели Красного моря отличаются от обитателей Средиземноморья, как это было ясно объяснено Дарвином. Идея изолированного региона всегда относительна, и регион, который кажется абсолютно изолированным для наземной улитки, совсем не таков для морской птицы с сильным полетом. Не существует такой вещи, как *абсолютная* изоляция какой-либо существующей колонии, поскольку в противном случае колония никогда бы не достигла региона; но степень изоляции может быть *абсолютной* в том, что касается времени наших наблюдений, если перемещение рассматриваемого вида происходит настолько редко, что мы не можем наблюдать его в течение столетий или, возможно, тысячелетий, или если расширение его ареала могло произойти только в результате климатических или геологических изменений, таких как оседание наземных барьеров между ранее разделенными участками моря, или, в случае наземных животных, таких как улитки, повышение уровня морского дна. и заполнение морских рукавов, разделявших две сухопутные территории. Но даже перенос вида случайным образом, о котором уже говорилось, будет происходить так редко, если изолированный островной регион очень удален, что изоляцию колонии в результате такой случайности можно рассматривать как почти абсолютную в отношении представителей того же вида в первоначальной среде обитания.

Если мы исследуем один из этих островных регионов в отношении животных, обитающих на нем изолированно, мы сталкиваемся с удивительным фактом, что здесь обитают многочисленные так называемые эндемичные виды, то есть виды, которые больше нигде на земле не встречаются, и что эти виды тем многочисленнее, чем дальше остров удален от ближайшего ареала родственных видов. На первый взгляд это выглядит так, как будто сама по себе изоляция была прямой причиной трансформации видов.

Фактов, которые, по-видимому, указывают в этом направлении, настолько много, что я могу выделить лишь некоторые из них. На Сандвичевых островах, о которых мы уже упоминали, обитают восемнадцать эндемичных наземных птиц и не менее 400 эндемичных наземных улиток, все они принадлежат к семейству ахатинеллиновых, которое встречается только там.

Галапагосские острова находятся на расстоянии 1000 километров от побережья Южной Америки, и на них также обитает двадцать один эндемичный вид наземных птиц, среди которых утка, канюк и около дюжины различных, но почти родственных птиц-пересмешников, каждая из которых обитает только на одном или двух из пятнадцати островов. На группе островов также водятся своеобразные рептилии, и они получили свое название от гигантских сухопутных черепах, иногда достигающих 400 килограммов в весе, которые в третичный период населяли также континент Южная Америка, но сейчас встречаются только на Галапагосских островах. На островах также водятся эндемичные ящерицы рода *Tropidurus*, и хотя ящерицы не могли быть перевезены через океан в большей степени, чем черепахи, но подтверждают вывод, сделанный на основе геологических данных, что острова все еще были связаны с материком в третичный период, появление определенного вида *Tropidurus* почти на каждом из пятнадцати островов заново свидетельствует о таинственном влиянии изоляции, поскольку большинство этих островов являются совершенно изолированными регионами для различных видов ящериц, даже в большей степени, чем для пересмешников, которые обитают на материке. также разделились на ряд видов.

Таким образом, мы приходим к гипотезе, которая впервые была введена в Теорию эволюции Дарвином, что предотвращение постоянного скрещивания изолированной колонии с другими представителями того же вида из первоначальной среды обитания способствует возникновению новых эндемичных видов, и его вывод подтверждается, когда мы узнаем, что на островах, подобных группе Галапагосских островов, обитает двадцать одна эндемичная наземная птица, но только две эндемичные морские птицы из одиннадцати, поскольку последние пересекают большие участки моря, и часто будут происходить скрещивания с другими представителями того же вида на соседних континентальных побережьях. Бермудские острова также служат доказательством того, что развитию эндемичных видов препятствует регулярное скрещивание с другими представителями вида из первоначальной среды обитания, поскольку, хотя они находятся на расстоянии 1200 километров от континента Северная Америка — то есть дальше, чем Галапагосские острова от Южной Америки, — на них нет эндемичных видов птиц, и мы, несомненно, можем связать это с тем фактом, что перелетные птицы с континента посещают Бермуды каждый год.

Мадейра также подтверждает наш вывод, поскольку только один из девяти видов птиц, обитающих там, может рассматриваться как эндемичный, и часто наблюдалось, что птиц с соседнего африканского материка (расстояние всего 240 километров) перегоняют на Мадейру. Наземные улитки, с другой стороны, редко переносятся птицами на Мадейру, и, соответственно, мы находим там необычайное количество эндемичных наземных улиток, а именно 109 видов.

Хотя эти и подобные факты убедительно указывают на то, что изоляция благоприятствует эволюции новых видов, было бы ошибочно воображать, что каждая изоляция видовой колонии обуславливает ее превращение в новый вид, или, как утверждали сначала Мориц Вагнер, а позже Гулик и Диксон, что изоляция является необходимым предварительным этапом видовой вариации - что не отбор, а только изоляция делает возможной трансмутацию вида и, таким образом, допускает его разделение на несколько различных групп форм. Романес зашел так далеко, что рассматривал естественный отбор Дарвина и Уоллеса как изолированный подвид, а изоляцию в ее разнообразных формах он рассматривал как единственный фактор формирования видов. Он предположил, что только путем сегрегации особей, которые не

изменялись, можно было предотвратить постоянный возврат к предковым видам, и он рассматривал процесс отбора как по существу приводящий к "изоляции" наиболее приспособленных путем исключения менее приспособленных. Идея верна постольку, поскольку отбор, несомненно, помогает благоприятной вариации одержать победу над старыми формами именно потому, что последние, находясь в менее благоприятном положении в борьбе за существование, постепенно более полно преодолеваются и отсеиваются, так что постоянное смешивание новых форм со старыми предотвращается, точно так же, как это предотвращается изоляцией местности. Очевидно, что новые и более приспособленные формы не могли бы стать доминирующими, не могли бы даже стать постоянными, если бы они всегда снова смешивались со старыми. Но служит ли какой-либо полезной цели подведение этого под категорию "изоляции" и утверждение, что смешению с предковой формой во время трансмутации препятствует естественный отбор, поскольку благоприятно изменяющиеся особи *изолируются* благодаря своему превосходству от низших, то есть неизменяющихся особей, которые обречены на элиминацию, несколько сомнительно. Со своей стороны, я бы предпочел сохранить первоначальное значение этого слова и называть "изоляцией" разделение вида-колонии пространственными барьерами.

Должен ли этот фактор сам по себе предотвращать смешение с предковой формой так же эффективно, как это делает отбор, и может ли изоляция сама по себе привести к эволюции новых форм или, возможно, должна привести к ним, теперь предстоит исследовать.

Я смотрю на этот вопрос точно с той же точки зрения, что и почти тридцать лет назад, когда в короткой статье[27] Я попытался показать, что при благоприятных обстоятельствах индивидуальная вариация вида может стать источником местной разновидности, если она окажется в изолированном регионе. Предположим, что на острове не было дневных бабочек, пока однажды туда не была привезена оплодотворенная самка вида с континента, которая нашла подходящие условия жизни, отложила яйца и стала основательницей колонии; предотвращение постоянного скрещивания между этой колонией и предковыми континентальными видами само по себе не было бы причиной, по которой колония должна развиваться в разновидность. Но предположим, что основательница колонии отличалась от предкового вида в какой-либо незначительной детали окраски, которая в любое время может возникнуть в результате зародышевого отбора; тогда эта вариация была бы передана части ее потомства, и, таким образом, существовала бы возможность того, что на острове утвердилось разнообразие, которая была бы средними признаками выжившего потомства. Чем больше дивергенция была у первого потомства матери-колонистки и чем сильнее была эта вариационная тенденция, тем больше также была бы вероятность того, что она передастся дальше и станет характерным отклонением от маркировки исходного вида. Затем я обозначил этот эффект изоляции как результат *амиксии*, то есть простого предотвращения скрещивания с представителями того же вида в исходной среде обитания.

[27] *Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung*, Leipzig, 1872.

У нас есть примеры этого на островах Средиземного моря, Сардинии и Корсике, которые обладают общими девятью эндемичными разновидностями бабочек, большинство из которых отличаются от видов континента в довольно незначительной степени, хотя вполне определенно и постоянно. Таким образом, на этих островах летает разновидность (*Vanessa ichtusa*) нашей обычной маленькой *Vanessa urticae*, у которой отсутствуют два черных пятна на переднем

крыле, характерные для исходного вида. Большая панцирная черепаха (*Vanessa polychloros*) также встречается там, но она не изменилась и по-прежнему имеет черные пятна. Наша маленькая местная бабочка (*Pararga megæra*), которая в изобилии обитает на теплых каменистых склонах, карьерах и дорогах, летает на Сардинии, но как разновидность (*tigelius*), которая отличается от исходного вида отсутствием черной изогнутой линии на задних крыльях.

Тот факт, что из двух близкородственных и сходно обозначенных видов, таких как большая и малая панцирные черепахи, один должен оставаться неизменным, в то время как другой превратился в разновидность, показывает нам, что амиксия сама по себе не обязательно приводит к эволюции разновидностей в каждом конкретном случае. Конечно, можно было бы возразить, что один вид, возможно, мигрировал на острова в гораздо более ранний период, чем другой, и что это могло быть прямым воздействием климата, который проявился таким образом. Но у нас есть и другие подобные случаи, когда один из двух видов изменялся в изолированном регионе, в то время как другой - нет, и в отношении которых мы можем определенно доказать, что оба были выделены в одно и то же время.

Пример такого рода можно найти у арктических и альпийских чешуекрылых, которые населяли равнины Европы во время ледникового периода, а впоследствии, когда климат снова стал мягче, мигрировали часть на север, в страны арктической зоны, а часть на юг, в Альпы, спасаясь на их высотах от усиливающегося тепла. Существует множество суточных чешуекрылых, которые в настоящее время принадлежат к обоим регионам, и некоторые из них остались совершенно одинаковыми, так что арктическую форму невозможно отличить от альпийской; другие демонстрируют незначительные различия, так что мы можем различать арктическую и альпийскую разновидности. К первой категории относятся, например, *Lycæna donzelii* и *Lycæna pheretes*, *Argynnis pales*, *Erebia manto* и другие; ко второй категории относятся, например, *Lycæna orbitulus*, *Prun.*, *Lycæna optilete*, *Argynnis thore* и некоторые виды рода *Erebia*.

Это не может быть примером прямого воздействия общих климатических воздействий, поскольку в этом случае все близкородственные виды рода изменились бы или не изменились вовсе; мы также не имеем отношения к адаптации, поскольку различия в маркировке видны на верхних поверхностях крыла, которые не имеют защитной окраски, по крайней мере, у этих чешуекрылых. Возможно, только предотвращение скрещивания зафиксировало существующие вариационные тенденции в изолированных колониях — вариации, которые были бы подавлены и уничтожены, если бы происходили постоянные скрещивания со всеми остальными представителями вида.

Но есть еще один фактор, который следует учитывать. Альпийские чешуекрылые, например, которые не остались точно такими же на крайнем севере, сформировали локальные разновидности и на остальной территории своего распространения, в то время как виды, которые остались совершенно одинаковыми в изолированных регионах, таких как Альпы и север, не проявляют никаких отклонений в других изолированных регионах, таких как Пиренеи, Лабрадор или Алтай. Таким образом, у одного вида в ледниковый период должна была быть тенденция к образованию местных разновидностей, а у другого - нет; и я уже пытался объяснить это, исходя из гипотезы, что у первых во время их миграции и разделения на разные колонии был период доминирующей изменчивости, у вторых - период относительно большого постоянства. Оставляя в стороне вопрос о причинах этого явления, мы можем считать несомненным, что существуют очень изменчивые и очень постоянные виды, и очевидно, что

колонии, основанные очень изменчивыми видами, вряд ли когда-либо могут оставаться в точности идентичными предковым видам; и что некоторые из них будут развиваться по-разному, даже при условии, что условия жизни будут в точности одинаковыми, поскольку ни одна колония не будет содержать все варианты видов в одинаковой пропорции, но самое большее лишь несколько из них, и результат их смешения должен в конечном итоге привести к развитию несколько иной постоянной формы в каждой колониальной области.

Если мы стараемся подражать в этом 'amixia' искусственно надо всего-навсего требуется взять наугад из улиц большого города многие беременные суки, и место каждого из них на острове не раньше обитали собаки, а потом разные породы собак могут возникнуть на каждом из этих островов, даже если условия жизни были в точности похожи. Но если бы вместо этих изменчивых сук на островах были размещены самки русского волка, развивающиеся волчьи колонии так же мало отличались бы от предкового вида, как различные русские волки друг от друга, - предполагаются схожий климат и схожие условия жизни.

Таким образом, эволюция разновидностей происходит только благодаря амиксии, и мы не станем принижать значение этого, если примем во внимание, что индивидуальные вариации являются результатом колебаний равновесия детерминантной системы зародышевой плазмы, которой она всегда в большей или меньшей степени подвержена, и что вариации зародышевой плазмы, будь то в сторону плюса или минуса, несут в себе тенденцию к дальнейшему увеличению в том направлении, в котором они начались, и превращаются в определенные вариационные тенденции. В изолированных регионах такие вариационные тенденции должны сохраняться в неизменном виде в течение длительного периода, поскольку они подвергаются меньшему риску подавления при смешивании с заметно расходящейся зародышевой плазмой.

Вероятность того, что вариационные тенденции, установленные в некоторых id зародышевой плазмы в результате зародышевого отбора, сохраняются и увеличатся, очевидно, тем больше, чем больше зародышевые плазмы, объединяющиеся в процессе амфимиксиса, похожи друг на друга. Например, давайте назовем различные детерминанты D_v и предположим в качестве благоприятного случая, что они представлены тремя четвертями всех id в оплодотворенных яйцах самки бабочки, которая была выброшена на остров, то есть что они присутствуют в двенадцати из шестнадцати id; тогда из 100 потомков первого поколения возможно, что семьдесят пять или более будут содержать детерминанты D_v , некоторые из них в меньшем количестве id, некоторые в большем количестве, чем у матери, в зависимости от того, как получилось редуцирующее деление. . Если спаривание второго поколения будет благоприятным — и это опять же чисто случайность — должно возникнуть третье поколение, которое будет содержать варианты D_v повсюду, и, таким образом, будет начата фиксация этой конкретной вариации на этом конкретном острове. Другими словами, возникла бы возможность, что, если бы преобладали особи с большинством идентификаторов D_v , они постепенно стали бы единственными, поскольку путем постоянного скрещивания с меньшинством, обладающим только детерминантами D , они смешивали бы различные идентификаторы с идентификаторами потомков этих последних, пока, в конечном счете, зародышевая плазма только со старыми идентификаторами больше не появлялась.

При прослеживании этого процесса нет необходимости предполагать, что первый иммигрант обладал вариацией *явно*; если бы детерминанты, изменяющиеся в определенном направлении, встречались в большинстве его идентификаторов, они, как следствие постоянного

зародышевого отбора, продолжали бы изменяться постепенно, пока не появилась бы внешне видимая вариация. Этого бы вообще не было, если бы рассматриваемое животное оставалось в первоначальной среде обитания своего вида, поскольку там оно было бы окружено нормальной зародышевой плазмой, а его прямые потомки, даже если бы они были расположены так благоприятно для возникновения вариаций, как мы предположили, не размножались бы только между собой, и поэтому даже в следующем поколении количество *Dv id* уменьшилось бы.

Очевидно, что в определенной степени зависит от случая, останется ли у изолированных потомков победителем вариация или нормальная форма, поскольку это зависит от количества *Dv id*, первоначально присутствующих в оплодотворенных яйцеклетках, затем от шансов сокращения делений и, наконец, от шанса, который объединяет для спаривания особей, у которых преобладают столь же разнообразные *id*. Вероятность победы над вариацией будет зависеть в основном от силы большинства различных *id* в оплодотворенных яйцеклетках родителей; если это подавляющее большинство, то шансы на благоприятное сокращение делений и спариваний также будут велики. Таким образом, происхождение чистой разновидности амиксии будет зависеть от того факта, что *одна и та же* вариационная тенденция *Dv* присутствовала в большом количестве *ID* предковой зародышевой плазмы. Поэтому нам не нужно удивляться, что из многочисленных дневных бабочек Корсики и Сардинии только восемь развились в эндемичные, вероятно, "амиктические" разновидности.

Но поскольку мы знаем, что так много видов на океанических островах и в других изолированных регионах являются эндемичными или автохтонными, то есть местного происхождения, очевидно, что в их эволюции должен быть какой-то другой фактор в дополнение к простому предотвращению скрещивания с неизменными особями того же вида. Вариационные тенденции, возникшие в зародышевой плазме в результате зародышевого отбора, могут - как мы уже видели — получить преобладание различными путями; во—первых, будучи благоприятствованными климатическими влияниями, затем будучи взятыми под защиту личного отбора, будь то в форме естественного или полового отбора.

Поскольку обитатели островных территорий нередко подвержены воздействию особых климатических условий, мы можем с самого начала предположить, что многие из "эндемичных" видов являются климатическими разновидностями, но во многих случаях этого объяснения недостаточно. Например, особые местные формы пересмешников обитают на нескольких Галапагосских островах, но это не может зависеть от различий в климате, поскольку острова находятся всего в нескольких километрах друг от друга и похожи друг на друга по условиям жизни, которые они представляют. Но поскольку различия между этими местными формами проявляются особенно у мужского пола в виде цветовых вариаций определенных частей оперения, мы должны принять во внимание половой отбор, который, хотя и основан на зародышевом отборе, на многих островах шел своим собственным путем. Половой отбор действует особенно в случае спорадически встречающихся признаков, которые каким-либо образом бросаются в глаза. Но именно такие вариации, как эти, вызываются к существованию зародышевым отбором всякий раз, когда ему позволено беспрепятственно продолжать свой путь в течение длительного ряда поколений. Признаки такого рода, такие, например, как перья ненормальной структуры или окраски у птицы или новые цветные пятна у бабочки, появляются тогда, когда группа детерминант способна беспрепятственно изменяться в одном и том же направлении в течение длительного времени, то есть не будучи устраненной как вредная естественным отбором или уничтоженной скрещиванием. Это с большой вероятностью

происходит в случае изолированной области, и как только проявляется вызванный таким образом заметный признак, половой отбор берет его под контроль и гарантирует, что все особи, то есть все зародышевые плазмы, которые им обладают, имеют предпочтение при размножении.

Поэтому я полагаю, что большое количество эндемичных видов птиц и бабочек в изолированных регионах являются результатом амиксии, основанной на зародышевом отборе, результаты которого были подчеркнуты половым отбором. Насколько я могу судить, опыт подтверждает это, поскольку многие из эндемичных видов птиц Галапагосских и других островов отличаются друг от друга исключительно или главным образом своей окраской, и у многих особенно сильно различаются самцы.

Что касается колибри, то мы можем сказать, не вдаваясь в подробности относительно их половых признаков и их распространения, что многие эндемичные виды, населяющие альпийские районы изолированных вулканических гор Южной Америки, отличаются друг от друга главным образом самцами и вторичными половыми признаками у них. Семейство колибри является характерно неотропическим, то есть его центр находится в Тропиках Нового Света, и гораздо большее количество видов колибри - их насчитывается около ста пятидесяти — встречается только там, в то время как некоторые из них являются мигрантами к северу от Тропической зоны и посещают Соединенные Штаты вплоть до Вашингтона и Нью-Йорка. Мы знаем, что многие из самых красивых видов имеют довольно небольшую территорию распространения, что многие из них ограничены одной вулканической горой, обитающей в лесах, покрывающих ее склоны. Эти виды обитают там изолированно, так как они не мигрируют; по-видимому, они не выносят климата равнин, но всегда остаются в своих горных лесах. Без сомнения, они возникли там, главным образом, я склонен думать, в результате изменчивости самцов в результате полового отбора. Любой, кто видел великолепную коллекцию колибри Гулда в Британском музее в Лондоне, знает, какое удивительное разнообразие красного, зеленого и синего металлического блеска демонстрируют эти птицы, какие контрасты можно обнаружить в разнообразной цветовой гамме и какие различия они демонстрируют в длине и форме перьев на голове, шее, груди и особенно на хвосте. У них клиновидные, равномерно усеченные и глубоко раздвоенные хвосты, у некоторых - одиночные длинные перья без колючек и так далее. Все эти признаки присущи только самцам и в лучшем случае лишь намекают на самку; ни у одного вида самка даже отдаленно не приближается к самцу по блеску или декоративности оперения.

Я не верю, что могло бы развиваться так много видов с очень разным оперением у самцов, если бы все они жили вместе на большой соединенной территории. Но здесь, в большом количестве изолированных горных лесов, декоративная окраска или отличительная форма, которые могут возникнуть в результате зародышевого отбора на любом из этих наземных островов, могут продолжать увеличиваться, не нарушаемые скрещиванием с особями предкового вида и, более того, поддерживаемые половым отбором.

Таким образом, если я не ошибаюсь, в результате изоляции возникло множество новых видов, и вполне понятно, что несколько новых видов могли произойти от одного и того же предкового вида, как мы можем видеть на примере почти родственных, но постоянно отличающихся видов пересмешников на разных островах Галапагосской группы.

Можно было бы привести ряд подобных примеров из жизни птиц. Так, Диксон обращает внимание на виды рода дроздов *Catharus*, двенадцать из которых обитают в горных лесах Мексики и Южной Америки вплоть до Боливии, все они лишь незначительно отличаются друг от друга и разделены локально. Они пришли с равнин, мигрировали в высокогорье, были изолированы там, а затем больше не изменялись все вместе в одном направлении, но каждая изолированная группа эволюционировала в другом направлении в зависимости от появления случайных зародышевых вариаций: у одной развилась каштаново-коричневая голова, у другой - сланцево-серая мантия, у третьей - коричнево-красная мантия и так далее. Из того, что мы уже видели относительно важности полового отбора в эволюции оперения птиц, вполне вероятно, что этот фактор действовал и в данном случае.

Другой пример дают птицы-ткачи (*Ploceus*) из Южной Африки, эти хитроумные певчие птицы, по размеру и форме напоминающие черных дроздов, чьи гнезда в форме мешочков, свободно свисающие с ветки, обычно над водой, и с их маленькими отверстиями на нижней стороне, превосходно защищены практически от всех форм преследования. Эти птицы в Южной Африке разделились на двадцать или более видов, но ареалы каждого из них не являются резко изолированными, и, следовательно, разделение на виды не может быть вызвано изоляцией. Но нетрудно догадаться, от чего это зависит, когда мы знаем, что только самцы имеют красивую желто-черную окраску, в то время как самки повсюду имеют зеленоватую защитную окраску.

Таким образом, на мой взгляд, половой отбор играет более или менее важную роль в происхождении многочисленных эндемичных видов суточных чешуекрылых, которые особенно характерны для островов Малайского архипелага и которые придают чешуекрылой фауне там такую богатую индивидуальность. Большое количество, фактически большинство видов Papilionidae, имеют особый вид, местную форму на большинстве крупных островов, которая резко и определенно отличается от таковых на других островах, обычно у представителей обоих полов, но наиболее заметно у гораздо более ярко окрашенных самцов.

Таким образом, каждый из этих видов образует группу видов, каждый из которых ограничен определенной местностью и обычно возник там, где мы его сейчас находим, хотя, конечно, распространение одного из этих крупных сильнолетающих насекомых с одного острова на другой никоим образом не исключено. В качестве примера мы можем взять группу *Priamus*, черновато-желтую группу *Helena*, голубую группу *Ulyssus* и преимущественно зеленую группу *Peranthus*.

Если мы исследуем причины этой дивергенции форм и их конденсации в многочисленные виды, мы обнаружим, что их корни в этом случае, как и во всех трансформациях, лежат в зародышевом отборе и вытекающих из него вариационных тенденциях, но мы должны *рассматривать их фиксацию как результат изоляции*, которая предотвратила нейтрализацию и подавление вариационных тенденций, случайно развившихся на каком-либо одном острове, путем смешивания с вариациями других островов. Но то, что половой отбор взял под контроль эти поразительные цветовые вариации и увеличил их еще больше, очевидно из редко отсутствующего диморфизма полов. Даже если самки не выбирают себе партнеров сознательно из числа самцов, они с большей готовностью примут в качестве партнера того из нескольких претендентов, который возбуждает их сильнее всего. И это будет та, которая демонстрирует самые яркие цвета или источает самый приятный аромат, поскольку по их поведению по отношению к цветам мы знаем, насколько бабочки чувствительны к обоим этим воздействиям.

Хотя изоляция играет важную роль в формировании всех этих видов, мне кажется преувеличением утверждать, как это делают многие натуралисты, что разделение вида невозможно без изоляции. Конечно, разделению видов во многих случаях способствует изоляция, и действительно, оно могло быть осуществлено в его нынешней точности только с помощью этого средства, но было бы недооценкой силы естественного отбора не приписывать ему способности адаптировать виды на одной и той же территории к *различным* условиям жизни, и мы вернемся к этому вопросу позже, в другой связи. Но пока достаточно указать на то, что полиморфизм общественных насекомых служит доказательством того, что вид может распадаться на несколько форм в одной и той же области только в результате действия естественного отбора.

Поэтому я придерживаюсь мнения, разделяемого Дарвином и Уоллесом, что адаптация к новым условиям жизни, наряду с изоляцией, сыграла существенную роль в эволюции большого числа эндемичных видов улиток на океанических островах. Это подводит нас к взаимодействию естественного отбора и изоляции. Если бы тысячи лет назад, по одной из редчайших случайностей, *улитка*, похожая на ахатину, была перенесена птицами на Сандвичевы острова, она бы медленно, поначалу без изменений, распространилась с того места, где она появилась, по всему острову без улиток. Но в ходе этого процесса распространения он часто вступал в контакт с условиями жизни, которые не препятствовали бы его дальнейшему проникновению, но к которым он был несовершенен приспособлен, и в таких местах начинался процесс трансформации, который заключался бы в выращивании благоприятно изменяющихся особей и который спокойно протекал бы своим чередом посредством личного отбора, основанного на никогда не прекращающемся зародышевом отборе, и которому не препятствовало бы какое-либо случайное вторжение все еще неизменных представителей вида из первоначального поселения на острове. Но эти новые условия не просто отличались от условий страны предков; сам островной регион представлял собой очень разнообразные условия, к которым иммигрант-улитка должен был со временем адаптироваться, насколько позволяла его конституция. Наземные улитки почти все ограничены вполне определенными местностями с вполне определенными сочетаниями условий; ни один из наших местных видов не встречается повсеместно, но один вид часто встречается в лесах, другой - на полях; один живет в горах, другой - в долинах; один - на гнейсовой почве, другой - на известковой, третий - на богатой гумусом, четвертый - на бедном речном песке; один - в расщелинах и впадинах среди влажного мха, а другой - на горячих сухих берегах лесса и так далее. Хотя из строения животного мы ни в малейшей степени не можем понять, почему то или иное место должно быть единственно подходящим для того или иного вида, мы можем с уверенностью сказать, что каждый вид постоянно остается в определенном месте, потому что его тело наиболее точно приспособлено к тамошним условиям жизни, и поэтому он остается победителем в конкуренции с другими видами в этом конкретном месте.

Таким образом, иммигранты на Сандвичевы острова, должно быть, со временем адаптировались ко все более специализированной среде обитания и при этом разделились на все более многочисленные формы, разновидности и виды, и даже на несколько родов.

Но одного этого недостаточно для объяснения фактов. Согласно ценным исследованиям Гулика, на одном маленьком острове Сандвичевой группы обитает не менее 200 видов

ахатинеллид, насчитывающих 600-700 разновидностей! Это замечательное разделение пришлового вида рассматривается им как результат изоляции каждого отдельного вида и разновидности, и я не сомневаюсь, что это верно в отношении части этих форм, и что изоляция играет определенную роль в отношении их всех. Гулик, долгое время проживший на острове, пытается доказать, что места обитания всех этих почти родственных разновидностей и видов действительно изолированы, что касается наземных улиток; что смешение улиток одной долины с улитками соседней исключено и что разновидности видов более заметно отличаются друг от друга по мере удаления от мест их обитания. С другой стороны, виды разных родов *Achatinellidae* часто обитают вместе на одной территории, но они не смешиваются.

Хотя заявления Гулика заслуживают всяческого доверия и хотя его выводы имеют большую ценность как вклад в теорию эволюции, я не думаю, что он исчерпал проблему причин такого замечательного разнообразия форм среди наземных улиток океанических островов. Не то чтобы я сомневался в относительной и временной изоляции колоний улиток во многих населенных пунктах острова Оаху. Но почему мы не наблюдаем того же явления в Германии, Англии или Ирландии? Гулик предвосхищает это возражение, указывая на своеобразные привычки улиток Оаху. Многие из тамошних видов являются чисто древесными животными, живущими на деревьях и никогда не покидающими их, даже в период размножения или для того, чтобы отложить яйца, поскольку они вынашивают своих детенышей живыми. Активная миграция из леса в лес, по-видимому, исключена тем фактом, что на гребнях гор менее густой лес из различных пород деревьев и сухой солнечный воздух, чего не выносят виды *ахатинелл* и *булимеллез*, которые любят влажные тени тропических лесов. Активная миграция через открытые пастбища в устьях долин также исключена.

Следует признать, что изоляция этих лесных улиток в их долинах на данный момент очень полная, и что смешение двух колоний, обитающих в соседних долинах, *не происходит путем активной миграции в течение одного или нескольких человеческих поколений*. Также будет признано, что наши наземные улитки в Центральной Европе гораздо менее изолированы в своих различных ареалах, что, например, они могли перебираться с одного склона горы на другой путем активной миграции; но мы тем не менее должны повторить вопрос: как случилось, что на Оаху каждый лес, каждый горный гребень и так далее имеют свою собственную разновидность или вид, в то время как наши улитки распространены на обширных участках страны, часто даже не развивая четко определенных местных разновидностей? Большая виноградная или съедобная улитка (*Helix pomatia*) встречается от Англии до Турции, то есть на расстоянии около 3000 километров, и в этом регионе она встречается во многих местах, которые с таким же успехом можно считать изолированными, как прилегающие лесные долины на Оаху. Он встречается также на островах Ла-Манша и Ирландского моря и обитает там, не смешиваясь с представителями этого вида на материке. Но даже на самом Континенте можно было бы назвать сотни мест, в которых они так же хорошо защищены от смешения с таковыми в других районах, как и на Оаху. Там тоже улитки должны были *каким-то* образом когда-нибудь достичь своей нынешней среды обитания, возможно, скорее косвенным путем, с помощью других животных; но это верно и для улиток континента, как мы покажем более точно позже. Пока же давайте предположим, что это так, и что виноградная улитка (*Helix pomatia*) или какая-либо другая широко распространенная улитка относительно изолирована. *Почему же тогда не развились сотни хорошо заметных разновидностей - по одной особенной для каждой из изолированных областей?*

Очевидно, на Сандвичевых островах должно было действовать нечто такое, чего нет в континентальных местообитаниях *Helix pomatia*, поскольку этот вид демонстрирует колебания только в размерах, но в остальном везде одинаков, и те немногие местные разновидности, которые встречаются, не имеют значения. Я склонен полагать, что это "что-то" зависит от двух факторов, и особенно от того факта, что улитка-иммигрант вступает в период изменчивости. Это будет вызвано в первую очередь тем фактом, что климат и другие изменения в условиях жизни вызовут постепенно нарастающее нарушение равновесия детерминантной системы и, следовательно, изменчивость в различных направлениях и в различных сочетаниях признаков. К этому следует добавить действие естественного отбора, который пытается приспособить иммигранта ко многим новым сферам жизни и, таким образом, различными способами усиливает вариационные тенденции, обеспечиваемые зародышевым отбором. Эти два взаимодействующих фактора приводят вид в состояние изменчивости, подобно тому, как вид становится более изменчивым при одомашнивании, а также в результате прямого изменения пищи и других условий, таких как сознательно или неосознанно осуществляемые процессы отбора. Из этого следует, что при постепенном распространении улиток по всему острову сходные местности почти никогда не колонизировались бы точно такими же иммигрантами, но особями, содержащими иную комбинацию существующих вариаций, так что с течением времени посредством амиксии в относительно изолированных местностях развились бы различные *постоянные формы*.

Но все было бы иначе при распространении нового вида улиток в регионе, который уже был полностью или, по крайней мере, в изобилии заселен видами улиток. Давайте вообще оставим в стороне первый фактор изменчивости, изменившийся климат, и мы увидим, что у вида в таких условиях не было бы причин для изменчивости, потому что он не нашел бы незанятой ни одной области за пределами той сферы, к которой он лучше всего приспособлен; следовательно, он не был бы вынужден приспосабливаться к какой-либо другой и в большинстве случаев не смог бы этого сделать, потому что в каждой из них ему пришлось бы конкурировать с другим видом, превосходящим его, поскольку уже адаптировался.

Ситуация была бы такой же, если бы остров внезапно заселился всей фауной улиток соседнего континента, с которым возникла сухопутная связь. Если бы остров ранее был свободен от улиток, все виды материка могли бы существовать там в той мере, в какой они были бы в состоянии найти подходящие условия жизни, но каждый вид быстро полностью овладел бы территорией, особенно подходящей для него, так что никто из их собратьев-мигрантов не был бы вынужден или даже счел бы возможным приспособиться к новым условиям и, таким образом, стать изменчивым и распасться на разновидности. Если бы Ирландия в настоящее время была свободна от улиток и если бы между ней и Англией установилась сухопутная связь, то фауна улиток Англии, вероятно, мигрировала бы в Ирландию совершенно неизменной, и фактически фауна улиток двух островов, которые раньше были соединены, почти одинакова. По той же причине фауна Англии, что касается наземных улиток, почти такая же, как в Германии.

С другой стороны, можно почти считать законом, что отдельный мигрант на девственную территорию должен стать переменчивым. Это нельзя проиллюстрировать лучше, чем географическим распределением наземных улиток, которое подчеркивает тот факт, что поразительное количество эндемичных видов встречается на всех островах океана. Более того, тот факт, что количество этих эндемичных видов увеличивается пропорционально удаленности острова от континента, указывает на то, что изменчивость наступает более интенсивно и длится

дольше пропорционально небольшому числу видов, которые становятся иммигрантами на острове, и пропорционально количеству незанятых территорий, которые открыты для потомков видов-иммигрантов. Несомненно, это причина, по которой на Сандвичевых островах нет *ни одного вида*, встречающегося в других местах, и разделение неизвестной предковой формы на множество видов и несколько (четырех) подродов также следует интерпретировать таким же образом. Вероятно, в данном случае существовал только один пришлый вид, который нашел свободное поле и приспособился в своих потомках ко всем условиям жизни улиток, которые там сложились, и при этом разделился на многочисленные и несколько заметно расходящиеся формы. Но число различных форм намного превышает число отличительных местообитаний, как указывает и подробно обосновывает Гулик, ибо сходные области, если они относительно изолированы друг от друга, населены не одними и теми же формами, а разными, хотя и близкородственными разновидностями, и это зависит от того факта, что от вида, который находился в процессе варьирования, в разные периоды распространялась бы разная комбинация вариаций, и временная изоляция привела бы к эволюции особых местных разновидностей.

Но я не верю, что это продолжалось бы вечно. Я скорее думаю, что численность этих— скажем так, репрезентативных разновидностей уменьшалась бы в течение длительного периода. Поскольку изоляция отдельных склонов долин или отдельных лесов не является постоянной, особи могут переноситься друг к другу в течение столетий, как это было в начале колонизации изолированных лесов; леса расчищаются или вытесняются геологическими изменениями, образуются связи между местами, которые ранее были разделены, и в течение другого геологического периода число репрезентативных разновидностей и, вероятно, даже видов значительно уменьшится— первые будут слиты воедино, вторые частично уничтожены. Даже сейчас Гулик с сожалением говорит об уничтожении редких местных форм их главными врагами - мышами.

Но даже если количество эндемичных форм в островных регионах уменьшилось с того времени, когда ими впервые полностью завладели, оно, тем не менее, остается очень высоким, поскольку даже сейчас на Мадейре обитает 104 эндемичных наземных улитки, на Филиппинах их больше, чем во всей Индии, а на Антильских островах столько же, сколько на всем американском континенте.

Многие натуралисты считают, что каждая изолированная разновидность с течением времени должна все больше и больше отдаляться от своих ближайших родственников. Хотя я полностью допускаю, что это возможно, поскольку я пытался показать, что вариационные тенденции, однажды возникшие в зародышевой плазме, продолжают в том же направлении до тех пор, пока они тем или иным способом не будут полностью остановлены, все же я не могу допустить, что так должно быть всегда. Вид, занесенный в незнакомую местность, не обязательно всегда должен содержать особые вариационные тенденции в своей зародышевой плазме и не обязательно в каждом случае должен быть побуждаем к таким вариациям влиянием новых условий. Мы знаем виды, которые пробивались в новые регионы и, нисколько не меняясь, удержались наравне с видами, которые уже там поселились, или даже доказали свое превосходство над ними. Известно много случаев подобного рода, как среди растений, так и среди животных; они были завезены человеком, намеренно или случайно, с одного континента на другой, закрепились и распространились на новой территории. Мне достаточно вспомнить примулу вечернюю (*_WBR_othNothera biennis*[28]), родиной которой является [Вирджиния](#), но

чьи красивые крупные желтые цветы теперь красуются почти у каждой реки в Германии, мигрировав вверх по течению по каменистой почве; или надоедливый сорняк (*Erigeron canadense*), который сейчас едва ли менее распространен в наших садах, чем в садах Канады; или воробья (*Passer domesticus*), который был завезен в Соединенные Штаты для уничтожения гусениц, но вместо этого предпочел грабить богатых. запасы кукурузы в результате этих благоприятных условий увеличились до такой степени, что теперь она стала настоящим вредителем, были испробованы все мыслимые средства для ее уничтожения - пока, однако, без особых результатов.

[28] Это было написано до появления исследований, которые Де Фриз провел по вариациям *Oenothera* в Европе. Таким образом, иллюстрация может быть не совсем уместной, поскольку, по-видимому, остается неопределенным, не проявляются ли время от времени "мутации", происходящие в Голландии, и в Америке. Смотрите конец лекции xxxiii.

Во всех этих случаях миграция, безусловно, произошла недавно, и вполне возможно, что по прошествии более длительного времени на новом месте обитания произойдут некоторые вариации, но в любом случае эти примеры доказывают, что пришлый вид может распространяться по своему новому ареалу без немедленных изменений.

Точно так же следует признать, что виды, которые принадлежали двум континентам с третичных времен, не обязательно расходились с тех пор, и мы знаем, например, тридцать два вида ночных чешуекрылых, которые обычны для Северной Америки и Европы и все же не проявляют различий, в то время как двадцать семь других ночных чешуекрылых, согласно Гроту, представлены в Америке "замещающими" видами, то есть видами, которые слегка варьировали в той или иной из двух областей, возможно, в обеих.

Подводя итог: мы, несомненно, должны признать, что изоляция оказывает значительное влияние на эволюцию видов, хотя и только в связи с отбором в его различных степенях и способах, особенно зародышевым отбором, естественным отбором и половым отбором. В целом мы можем сказать, что каждый сорт и способ отбора с большей готовностью приведут к трансформации, если они будут сочетаться с изоляцией. Таким образом, отбор зародышей может вызвать незначительные различия в окраске и маркировке, которые будут постоянными, если соответствующие особи находятся в изолированном регионе. В изоляции эти вариации будут увеличиваться без помех, а при некоторых обстоятельствах будут усилены половым отбором, так что в первую очередь будет изменяться только мужской пол, хотя за ним может последовать женский, так что в конечном итоге трансформируется весь вид. Наконец, наиболее заметный эффект изоляции наблюдается, когда отдельные представители вида перемещаются на девственную территорию, которая предлагает незанятые участки, подходящие не только для одного конкретного вида, но и для многих близкородственных видов, так что колония иммигрантов может адаптироваться ко всем различным возможностям жизни и развиваться в целый круг видов. Но мы видели, что такой последующий рост новых форм, будь то разновидности, виды или даже роды, может намного превышать количество различных видов местообитаний, если существует относительная изоляция между различными группами иммигрантов в пределах островного региона, как это происходит в случае с медлительными животными, такими как наземные улитки, или с мелкими певчими птицами, для которых каждый

остров небольшого архипелага является относительно изолированным регионом (Галапагосские острова).

Таким образом, мы можем полностью признать важность локальной изоляции, не рассматривая отсутствие скрещивания с представителями вида в исходной среде обитания как единственную причину видообразования, не ставя "изоляцию" на место процессов отбора. Эти последние, взятые в широком смысле, всегда остаются необходимой основой всех трансформаций, но они, конечно, действуют не только в форме личного отбора, но, везде, где речь идет о индифферентных признаках, в форме зародышевого отбора. Здесь мы также видим возможность примирения с теми натуралистами, которые рассматривают преобразования как зависящие в первую очередь от внутренних сил развития. Дело в том, что *все вариации зависят от внутренних причин*, и их течение должно направляться силами, которые действуют упорядоченным образом. Но действительное взаимодействие всех этих сил и вариаций не предопределено, а зависит в определенной степени от случая, ибо из возможных путей эволюции следует только тот, который в данный момент одерживает верх в игре сил, предпочтение отдается лучшим повсюду, от мельчайших жизненных единиц зародышевой плазмы до борьбы между индивидами и между видами.

ЛЕКЦИЯ XXXIII

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОПРЕДЕЛЕННОГО ТИПА

Переходные виды улиток Целебеса, согласно Сарасину—Возможные изменения в раковине из—за питания—Естественный отбор играет определенную роль—Отбор зародышей—Временные переходы между видами—Пресноводные улитки Штайнхайма—Как возникают четко очерченные виды?—Сила развития Негели—Вид представляет собой комплекс адаптаций—Адаптивные различия между видами—Адаптивная природа специфических признаков—Случай китообразных—Птиц—Дополнительное примечание: наблюдения и теории Де Фриза.

Наше изучение влияния, которое географическая изоляция может оказывать на трансформацию старых и возникновение новых форм жизни, естественным образом привело нас к гораздо более важной проблеме, проблеме происхождения видов как более или менее четко очерченных групп форм, и я хочу перейти к этой проблеме, обсудив другой случай разделения видов, осуществляемого в связи с изоляцией или, как обычно говорят, *посредством* изоляции. Натуралисты Пол и Фриц Саразин, хорошо известные своими превосходными исследованиями многих компонентов тропической фауны, опубликовали в своей последней работе интересные открытия, касающиеся наземных улиток острова Целебес. Эти наблюдения показывают, что на этом острове произошла большая трансформация улиток, начиная с позднего третичного периода. С тех пор на этом острове появилось большое количество новых видов улиток, и это, как показывают авторы, вероятно, связано с отступлением моря, то есть с поднятием острова еще выше над водой и, следовательно, с увеличением его поверхности. Современные наземные улитки демонстрируют цепочки форм, связанных многими способами, так что ряд видов связан переходными формами и,

следовательно, на самом деле вообще не состоит из отдельных видов, хотя крайние казались бы отдельными видами, если бы они изучались сами по себе без учета переходных форм. Положение вещей в точности такое, как если бы третичная улитка распространилась из какой-либо небольшой области по всему острову и медленно трансформировалась в определенном направлении в соответствии с расстоянием от своей исходной точки. Именно так мы должны интерпретировать это открытие; мы имеем здесь, рядом друг с другом в пространстве, и действительно, часто расположенные вдоль географических линий, отдельные стадии филетического процесса трансформации, который достиг разных уровней в разных местах. Одной из самых длинных из этих цепочек форм является цепочка *Nanina cincta*, которая пересекает остров с востока на запад и, начиная с самых маленьких и изящных форм, поднимается через множество промежуточных стадий к гигантской форме *N. limbifera*. Такие цепочки форм были обнаружены ранее; так, Кобельт описал одну из них в случае сицилийских наземных улиток рода *Iberus*, и другие случаи зарегистрированы в литературе, но во всех случаях они относятся к районам, которые следует рассматривать как изолированные для улиток и которые были колонизированы из одной отправной точки.

Теперь мы должны выяснить, можем ли мы объяснить происхождение этих цепочек форм и как именно. Кузены Саразин рассказывают нам, как они сначала пытались отнести различия между отдельными звеньями такой цепи к разнообразному влиянию внешних условий жизни, но тщетно; ни высота над уровнем моря, ни характер почвы не были достаточными, и естественный отбор не был более таковым; "ибо почему высокая форма *Obba*, скрученная наподобие пчелиного улья, должна быть лучше или хуже приспособлена для борьбы за существование, чем более мелкая и плоская?" Это правда, что мы не понимаем почему, но мне это не кажется поводом сомневаться в том, что естественный отбор следует рассматривать как одну из причин дивергенции этих видов, поскольку мы не могли бы ответить на тот же вопрос в отношении любого из других структурных различий между двумя видами улиток по той простой причине, что у нас слишком мало знаний о биологической ценности частей улитки. Или кто-нибудь может сказать, какая польза была бы для вида улиток, если бы рожки были немного длиннее, ножка несколько уже, а радула усеяна более крупными или многочисленными зубами? Мы действительно могли бы представить множество способов, которыми это могло бы принести пользу, но мы не в состоянии определенно сказать, почему, например, более длинные рога должны быть лучше для одного вида, чем для другого, и все же мы не верим, что строение улиток менее приспособлено к жизни каждого вида, чем у любых других животных. Структура улитки, безусловно, состоит из сотен и тысяч адаптаций, как и у любого другого вида животных, но в то время как у многих других мы можем, по крайней мере частично, распознать адаптацию как таковую, мы вообще не можем этого сделать в отношении улитки. Симрот указал, что спиралевидная асимметричная раковина имеет отношение к одностороннему открытию половых органов, но это лишь указывает на общую причину сворачивания раковины. Изучая различия в раковине, мы склонны думать только о ее внешнем виде, о защите, которую она обеспечивает мягким внутренним органам легко раненого животного; возможно, также о распределении веса, которое должно быть различным при высоком башнеобразном строении и низкой плоской спирали; возможно, также о различных препятствиях и сопротивлении, с которыми улитке приходится сталкиваться, заползая в расщелины и норы или среди зарослей растений, в зависимости от формы ее раковины; но разве не возможно также, что форма раковины определялась ее содержимым? Как учил Рудольф Лейкарт, улитку можно рассматривать как состоящую из двух частей, одна из которых образована головой и лапками,

другая - так называемым "висцеральным мешком": первую можно назвать животной половиной, потому что она в основном содержит доминирующие органы — нервные центры, почти всю массу мышц и органы чувств; вторую - вегетативной половиной, поскольку она содержит основную массу питательной и репродуктивной систем — желудок и кишечник, большую печень, сердце, почки, репродуктивные органы и так далее. Вегетативная половина животного всегда скрыта в панцире; не повлечет ли поэтому любое значительное изменение размеров печени, желудка, кишечника и так далее за собой изменение размера и формы панциря, а также расширение или сжатие его спиралей? И не могут ли такие вариации стать необходимыми из-за каких-то изменений в снабжении продовольствием? Это всего лишь предположение, но мне кажется весьма вероятным, что привыкание к новой диете, которая менее легко расщепляется и растворяется и имеет меньшую питательную ценность, вызовет модификацию не только радулы и челюстной пластины, но также желудка и печени, кишечника и почек, деятельность которых тесно связана. Желудок должен стать более объемным, печень, вырабатывающая пищеварительную жидкость, должна стать более массивной, и так далее. Я не буду далее следовать этому гипотетическому примеру, поскольку я просто хотел напомнить тот факт, что раковина улитки, форме которой обычно нельзя приписать никакого биологического значения, на самом деле является своего рода внешним слепком висцерального мешка и, следовательно, зависит от изменений, которым он подвержен в соответствии с условиями его жизни. Дать точные доказательства таких процессов, конечно, пока невозможно, поскольку мы даже не знаем с уверенностью, каков рацион питания различных видов улиток, не говоря уже о разнице между режимами питания двух разновидностей, или о питательной ценности используемых материалов, или об изменениях в секреции, всасывании, ассимиляции и выведении, которые должны быть вызваны этими различиями. Но мы можем, по крайней мере, видеть, что вариаций в питании самих по себе должно быть достаточно, чтобы вызвать новые адаптации в размере, конституции и взаимной адаптации внутренних вегетативных органов, и мы не можем упускать из виду возможность того, что форма и размер вегетативной половины, а следовательно, форма и размер ее секрета, оболочки, также могут быть вызваны изменением[29]. Тот факт, что мы не можем распознать, например, форму улья у *Obba* как адаптацию, таким образом, не является доказательством того, что это не так. Но давайте предположим на мгновение, что это не так, и что это не может быть отнесено к естественному отбору в той же степени, что и другие вариации в целебесской цепочке форм, и мы можем далее признать, что их нельзя отнести к половому отбору, а тем более к какому-то "неотъемлемому принципу совершенствования", не только потому, что о совершенствовании в данном вопросе не может быть и речи, но и потому, что такой мистический принцип выходит за рамки естественной истории и ее принципов интерпретации.

[29] То, что это предположение не было необоснованным, очевидно из недавнего вклада Симпота ("Ueber die Raublungenschnecken", *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, 8 и 15 декабря 1901 г.). В этой статье автор, который является экспертом в области биологии брюхоногих моллюсков, показывает, что смена рациона может вызвать множество видов изменений в структуре пищевого канала, которые могут косвенно вызывать изменения в панцире. Так, у маленькой местной улитки, *Daudebardia*, глотка так сильно увеличилась в толщину и длину в результате адаптации к хищническому образу жизни, что голова и передняя часть тела больше не могут быть втянуты в укрытие раковины. По этой причине, а также из-за привычки улитки следовать за дождевыми червями в их норы, раковина была отодвинута далеко назад и

наклонно вниз. В то же время его форма заметно изменилась, в чем все еще можно убедиться, сравнив форму раковины на молодых стадиях с формой раковины взрослой особи.

Но мы уже показали, что преобразования в определенном направлении могут и должны происходить из-за новых нарушений равновесия детерминантной системы, то есть из-за зародышевого отбора.

Даже если изменения формы, с которыми мы здесь имеем дело, на самом деле не имели биологического значения, они вполне могли быть вызваны зародышевым отбором, и только одно остается неясным, а именно, почему различные стадии на пути распространения вида находятся на разных уровнях эволюции, а не все на одном и том же уровне. Почему не все были преобразованы? Почему некоторые колонии остались близкими к исконной форме, в то время как другие изменились лишь незначительно, а третьи - снова сильно? Это не может быть объяснено каким-либо предположением о внутренней силе развития, и объяснение может быть найдено только в зародышевом отборе, связанном с изоляцией, поскольку внутренние процессы в зародышевой плазме вполне могут протекать по-разному в разных колониях. Тем не менее, исходя из этих различий в отдельных колониях этих цепочек форм, я склонен заключить, что естественный отбор в общепринятом смысле также сыграл определенную роль в эволюции этих разновидностей улиток.

Такие серии форм особенно интересны, потому что они показывают нам процесс видообразования на его различных стадиях рядом друг с другом в пространстве и, следовательно, одновременно. Они представляют собой, так сказать, горизонтальную ветвь генеалогического древа вида, как это хорошо выражают саразины, то есть ряд видов, происходящих друг от друга, которые не обрываются, но все способны к жизни в одно и то же время и, таким образом, существуют одновременно на разных территориях; это виды, адаптированные к разным местностям, а не к разным временам. То же самое верно и для улиток из других изолированных регионов, за исключением того, что цепочки форм обычно не просты, а распадаются на несколько цепочек форм, происходящих от одной предковой формы, и при определенных обстоятельствах каждая из них может распадаться на две или более расходящихся серии. Большое количество родственных видов на Мадейре или Сандвичевых островах вынуждает нас к этому предположению, хотя разветвление генеалогических деревьев больше не может быть продемонстрировано с уверенностью.

Это разделение форм на несколько серий в разнообразной островной области еще раз показывает нам, что только зародышевый отбор образует основу всех превращений и что нет, как утверждали более ранние натуралисты, особенно ботаники Негели и Аскенази, какой-либо особой движущей силы развития, врожденной организмам. Если бы существовала такая сила, вид был бы вынужден непрерывно двигаться в одном и том же направлении, точно так же, как цепочки форм саразинов, но никакого распада вида на одну или несколько форм произойти не могло. Но это разделение на серии легко понять, если мы примем во внимание зародышевый отбор, поскольку зародышевая плазма содержит множество идентификаторов и детерминант, и каждая из них может вызывать новые вариации, так что одна колония может изменяться в одном направлении, другая в другом, и результатом должно быть или, по крайней мере, может быть большое разнообразие форм, живущих изолированно, как мы видим в случае с Сандвичевыми островами.

Давайте ненадолго задержимся на деле Саразинов о целебесских улитках. Мы имеем здесь дело с рядом форм, в отношении которых обычное представление о видах не позволяет нам, поскольку они содержат разновидности, крайние точки которых находятся так же далеко друг от друга, как обычно находятся отдельные виды, которые, однако, не являются отдельными, поскольку они связаны друг с другом одной, а часто и несколькими переходными формами. Таким образом, мы можем разделить их на два или более "видов" только произвольным разделением в том или ином месте. Само по себе явление для нас не ново; мы видели, что даже Ламарк и Тревиранус использовали сходный ряд форм, связанных переходными стадиями, в своих нападках на старую теорию творения и стремились доказать с их помощью, что идея видов является искусственной, заложенной в природе человеком, а не врожденной по своей природе, и что формы жизни были только внешне фиксированными и четко очерченными, в действительности находясь в процессе медленной трансформации. Таких красивых и убедительных примеров, какими мы сейчас располагаем, в то время не было, но даже тогда можно было сказать, что вывести новый вид было тем легче, чем с меньшим количеством примеров приходилось иметь дело, и тем труднее, чем многочисленнее они становились, потому что с увеличением числа особей, особенно если они происходят с большой территории, количество и разнообразие дивергенций также увеличивается, так что во многих случаях, как в случае с улитками Целебес, становится невозможно провести границу между различными видами.

Однако существует множество форм животных и растений, которые не демонстрируют таких заметных различий, а скорее демонстрируют большую гармонию особей даже в деталях, и к ним легче применить концепцию вида. Конечно, было бы глупо отказываться от этого, поскольку тогда мы потеряли бы всякую возможность прийти к какой-либо ориентации среди огромного богатства форм в природе. Но в то же время мы не должны забывать, что эти "типичные" виды кажутся таковыми только нашему близорукому зрению — близорукому с точки зрения времени — и что они связаны с давно прошедших времен с "видами", жившими ранее, как раз такими переходными стадиями, которые соединяют современные виды Целебеса, которые все живут в одно и то же время. Мир жизни на земле в любой данный момент времени представляет собой лишь "поперечный срез своего генеалогического древа", и в зависимости от того, растут ли его ветви вертикально или горизонтально, мы получаем представление о типичных, четко очерченных видах, кругах или цепочках форм. В первом случае эволюция новых видов была связана с отмиранием горизонтальных ветвей, и концевые отростки ветви стоят рядом друг с другом, теперь, по-видимому, изолированные и четко очерченные; в другом случае только часть предкового вида была преобразована, а другая часть продолжает жить рядом с видами, происходящими от нее, и, возможно, повторяет процесс образования разнообразной расы потомков.

За последние тридцать лет получено много палеонтологических свидетельств последовательных стадий видовой трансформации. В тихо залегающих горизонтальных слоях земной коры, расположенных один над другим, неоднократно обнаруживалась вся филетическая история группы видов улиток в историческом порядке: старейшие в самом глубоком слое, самые молодые в самом верхнем, а многочисленные и часто очень разнородные "виды" конкретного месторождения связаны переходными формами в промежуточных слоях. Следовательно, с точки зрения времени, это не "типичные" виды, а круги форм в состоянии изменчивости.

Наиболее красивыми из таких образцов являются виды *Planorbis* из небольших озерных отложений Штайнхайм в Швабии, из пластов *Палудина* в Славонии и различных групп аммонитов.

Эти случаи были описаны и обсуждались так часто, что мне достаточно сослаться только на их наиболее существенные особенности.

Слои *Planorbis* Штайнхайма были впервые исследованы с точки зрения теории нисхождения Хильгендорфом (Hilgendorf, 1866). Он описал девятнадцать различных разновидностей, которые, поскольку все они связаны друг с другом в хронологической последовательности, он сгруппировал под названием *Planorbis multiformis*. Эти маленькие пресноводные улитки миллионами водятся в слоях бывшего озерного бассейна Штайнхайм, и они расположены настолько упорядоченно и регулярным образом, что двум наблюдателям, работавшим независимо и в разное время, удалось построить генеалогическое древо почти одинаковым образом. Согласно Алфею Хайятту, более позднему исследователю, все формы произошли от одной предковой формы, *Planorbis lævis*, от которой произошли четыре разные серии, одна из которых снова разделилась на три подчиненных серии.

Все отдельные члены этих рядов связаны промежуточными формами таким образом, что длительный период постоянства форм, по-видимому, сменяется более коротким периодом трансформации, из которого снова возникает относительно постоянная форма.

Таким образом, мы видим, что идея вида в определенном смысле полностью оправдана; мы действительно обнаруживаем, что в определенные моменты времени фиксированный специфический тип распадается, вид становится изменчивым, но вскоре смесь форм снова проясняется и возникает новая постоянная форма — *новый вид*, который остается неизменным в течение длительного ряда поколений, пока, в конце концов, он тоже не начинает колебаться и снова трансформируется. Но если бы мы разместили бок о бок поперечные сечения этого генеалогического древа на разных уровнях, мы увидели бы только несколько четко определенных видов, между которыми нельзя было бы распознать промежуточных форм; они были бы найдены только в промежуточных слоях.

Проблема, которую нам сейчас предстоит обсудить, заключается в том, как получается, что существуют относительно четко очерченные виды, которые связаны с более древними предковыми формами, но которые образуют между собой исключительное, более или менее однородное множество особей. Как же так получается, что мы повсюду находим определенный тип, а не бесконечное количество индивидуальных форм, связанных друг с другом во всех направлениях?

Это не требовало бы дополнительных объяснений, если бы филетическая эволюционная сила побуждала формы жизни изменяться определенным образом и, таким образом, преобразовываться в новые формы в ходе поколений. В этом случае все генеалогическое древо организмов на земле должно потенциально содержаться в низшем монархоне, так что при наличии времени и наиболее необходимых общих условий существования должен был возникнуть живой мир, такой, каким мы его знаем. Нагели был первым, кто высказал эту точку зрения, и он последовательно придерживался ее, даже не колеблясь отрицать существование всех процессов отбора и представлять всю эволюцию как процесс, обусловленный этой филетической силой, которая дала бы начало миру организмов, который действительно возник,

даже если бы условия жизни в различные периоды истории земли были иными, чем они были на самом деле. Я всегда выступал против этой идеи, не упуская, однако, из виду, что она основана на фактах, которые — по крайней мере, в то время — давали ей определенное оправдание. Мы не можем пройти мимо этого, не дав некоторой другой интерпретации фактов. Вслед за Нагели ботаник Аскенази отстаивал эту точку зрения об "изменчивости в другом направлении", которая приводит к появлению новых форм; и в более поздние времена Романес, Хенслоу и Эймер высказывали схожие взгляды, и — хотя на самом деле они не оспаривали существование процессов отбора — они приписывали им гораздо менее важную роль, а филетическое генеалогическое древо организмов в основном объясняли другими и внутренними причинами.

Как и сам Нэгели, его последователи подчеркивали тот факт, что естественный отбор не может быть причиной эволюции и преемственности конкретных видов, поскольку различия, отделяющие виды от разновидностей, не носят адаптивного характера и, следовательно, не могут зависеть от отбора; но если переход от одного вида к следующему, следующему за ним, не зависит от адаптации, то и более значительные шаги к родам, семействам и отрядам также не могут быть отнесены к нему, поскольку их можно рассматривать только как зависящие от продолжительного разделения видов. Роды, семейства и все высшие группы должны быть признаны условными категориями, а не реальными подразделениями, существующими в самой природе. Даже Тревиранус и Ламарк утверждали, что различия между родами в такой же степени зависят от нашей оценки, от нашего интеллектуального удобства, как и различия между видами. Изначально все формы были связаны, хотя сейчас, возможно, это не так, и если виды действительно не отличаются адаптивными признаками, то таковыми не являются и никакие другие ступени нашей классификационной системы, ни порядки, ни классы, поскольку все они изначально зависят от трансмутации видов. Поэтому со стороны Нагели было вполне последовательно искать главную движущую силу органической эволюции не в адаптации, а в неизвестной эволюционной силе. Таким образом, он отказывался признавать адаптацию следствием отбора, но рассматривал ее, как это делал Ламарк, как прямое воздействие внешних условий и как полностью подчиненный фактор в трансмутации форм.

Нагели и его современные последователи понимают филетическую эволюцию как зависящую от определенно направленных изменений, возникающих в результате внутренних причин и происходящих в определенное время, что с необходимостью приводит к преобразованию существующей формы в новую. Для них вид предстает, так сказать, как жизненная кристаллизация, или, используя фразеологию Герберта Спенсера, как равновесие живой материи, которое время от времени смещается и переходит в новое состояние равновесия, превращаясь в новый вид, нечто вроде картинок в калейдоскопе. Таким образом, вид - это нечто обусловленное изнутри, которое должно быть таким, какое оно есть, и не могло быть иным, подобно кристаллу, который кристаллизуется в одной конкретной системе, а не в другой; оно должно быть именно таким, иначе его могло бы не быть вообще. С точки зрения этой теории было бы легко понять, что тысячи или миллионы особей, составляющих вид, все согласны в главном — в том, что определенный тип существует.

Но эта концепция вряд ли может быть полностью правильной, хотя в ее основе есть доля истины, а именно, что зародышевые вариации, возникающие независимо, являются базовыми корнями всех трансмутаций. Но вид - это не просто результат этих внутренних процессов, это даже не в основном так; это не результат внутренней, определенно направленной силы развития, даже если мы попытаемся представить такую силу в чисто научном или

механическом, а не мистическом смысле. Мне кажется очевидным, что вид не является жизненным кристаллом в том смысле, что он должен, подобно горному хрусталу, принимать форму определенным образом и никак иначе по чисто внутренним причинам и в силу своего физического строения; вид по существу представляет собой комплекс адаптаций, современных адаптаций, которые были недавно приобретены, и унаследованных адаптаций, переданных с давних времен — комплекс, который вполне мог бы быть иным, чем он есть, и действительно должен был быть иным, если бы возник под влиянием других условий жизни.

Но, конечно, виды не являются исключительно сложными системами адаптации, поскольку они в то же время являются "вариационными комплексами", отдельные компоненты которых не все являются адаптивными, поскольку не все они достигают пределов полезного или вредного. Все трансформации возникают на основе спонтанных случайных изменений, точно так же, как все лесные растения произрастают из почвы леса, но не все вырастают в деревья, адаптивные формы, которые определяют сущностный характер леса; ибо многие виды остаются маленькими и низкорослыми, как мхи, злаки и разнотравье; и они тоже играют определенную роль, хотя и второстепенную, в определении характера леса, который определенно, хотя и лишь частично, зависит от более высоких зарослей.

Согласно моему мнению, любая адаптация зависит от изменения равновесия детерминантной системы, такого, которое должно возникать в результате внутриродовых или даже общих колебаний в питании, затрагивающих большие или меньшие группы детерминант и вызывающих вариации в них в большей или меньшей степени. И эти вариации могут иметь вполне определенное направление, сохраняться по внутренним причинам, как мы уже видели в разделе, посвященном зародышевому отбору. Эти вариации являются строительными камнями, из которых под руководством личного отбора может быть создан новый специфический тип, то есть новый комплекс адаптаций. В этом типе задействовано много индифферентных признаков, которые являются такими же постоянными признаками вида, как и адаптации.

Противники теории отбора часто возражали против этого постоянства индифферентных признаков, но как только мы перестаем ограничивать принцип отбора "личностями" и распространяем его также на низшие категории жизненно важных единиц, возникновение индифферентных признаков становится легко понятным. Чтобы проиллюстрировать признаки такого рода, Хенслоу недавно обратил внимание на вид горечавки, у цветков которой коронка разделена на пять кончиков у одних видов и на шесть или семь у других, и мы никак не можем приписать этим конкретным признакам какое-либо биологическое значение. Вполне возможно, что они таковыми не обладают; но разве даже Дарвин не выразил своей веры в то, что многие особенности формы "следует приписывать законам роста и взаимному влиянию частей", силам, которые он справедливо воздержался включать в "естественный отбор" в его понимании этого слова, но которые мы теперь рассматриваем как выражение внутреннего отбора или гистонального отбора? Именно это, по нашему мнению, приводит к совместной адаптации частей для формирования гармоничного целого, которое допускает, что первичные приспособления к условиям жизни сопровождаются соответствующими вторичными вариациями, и которое играет важную роль в направлении хода каждого индивидуального развития и, следовательно, непрерывно действует внутри организма. Мы не можем проанализировать факторы достаточно точно, чтобы быть в состоянии продемонстрировать в отдельном случае, почему корона должна быть разделена на четыре у одного вида горечавки и

на пять у другого, но мы можем понять в принципе, что все адаптации вида, которые не являются первичными, определяются непреодолимым влиянием внутреннего отбора. И теперь нам не нужно довольствоваться даже этим, поскольку мы знаем, что этот внутренний отбор - как мы уже видели — активен внутри зародышевой плазмы, и предположение, что вариации определенных детерминант, обусловленные индивидуальным отбором, могут в самой зародышевой плазме приводить к соответствующим вариациям детерминант рядом с ними или каким-либо образом связанных с ними, и что они могут обладать той же стабильностью, что и первичная вариация, является лишь логическим следствием принципа зародышевого отбора. Мне кажется, это достаточная причина, по которой биологически незначимые признаки могут стать постоянными признаками вида. Корреляция осуществляется не только в совершенном организме; она существует в каждый период его жизни, от зародыша до смерти, и то, что она вызывает, столь же неизбежно, как и то, что вызывается адаптацией посредством личного отбора.

Таким образом, мы можем также понять, что индифферентные признаки могут содержаться не только в индивидуальных идентификаторах зародышевой плазмы, но также случайно в подавляющем большинстве из них, как только мы подумаем о них как о зависимых от признаков, установленных путем личного отбора, поскольку они должны содержаться в большинстве идентификаторов.

Но есть еще одна причина, по которой индифферентные признаки должны стать стабильными, и это эффект общих вариационных влияний на всех особей вида, как, например, у многих климатических разновидностей и, вероятно, также у многих культурных разновидностей.

Но даже когда мы полностью осознали, что из тайн зародышевой плазмы постоянно возникают новые минимальные вариации, которые биологически индифферентны и, тем не менее, становятся вариационными тенденциями и могут увеличиваться даже до такой степени, что вызывают *видимые* различия, и что, следовательно, разновидности улиток или бабочек, или любого животного или растения вообще, могут возникнуть только в результате зародышевого отбора, ни на мгновение нельзя предположить, что трансмутация видов зависит исключительно от этого процесса или даже преобладающе. Это была ошибка Нагели, а также его последователей, что он приписывал своему "принципу совершенствования" существенную роль в руководстве всем движением эволюции, в то время как общая структура всех видов показывает нам, что они, так сказать, построены на приспособлениях. Но адаптация не могла быть — или могла быть только случайным и исключительным — *прямым* результатом внутренней силы развития, поскольку сама суть адаптационных изменений заключается в том, что они представляют собой вариации, которые приводят организм в гармонию с условиями его жизни. Поэтому мы вынуждены либо сильно недооценивать роль, которую играет адаптация в каждом организме — и именно это сделал Нагели, — либо вообще оставить точку зрения естествознания и предположить трансцендентную силу, которая изменяла и адаптировала виды организмов *pari passu* в соответствии с изменениями условий жизни в ходе геологической эволюции нашей земли. Это была бы своего рода предустановленная гармония, благодаря которой два эволюционных часа - часы земли и часы организмов — показывали точное время, хотя они работали совершенно по—разному и независимо!

Но то, что определяющее значение адаптаций у органических форм недооценивается даже сейчас, подтверждается постоянно повторяющимся утверждением, что виды различаются не по своим адаптивным признакам, а по чисто морфологическим признакам, тогда как очевидно,

что мы далеки от возможности оценить функции части с достаточной точностью, чтобы иметь возможность определенно сказать, являются ли различия между двумя почти родственными видами адаптацией к различным условиям или нет. То же самое верно и в отношении другой стороны проблемы — условий жизни. Часто они внешне идентичны у двух родственных видов, но даже там, где они заметно различаются, часто трудно утверждать, что различия между двумя видами можно с уверенностью интерпретировать как адаптацию к конкретным условиям жизни. Ранее мы обсуждали защитную окраску бабочек и увидели, что лесные бабочки тропиков часто имитируют сухой лист на своей нижней поверхности. В различных регионах обширных лесных массивов Ориноко и Амазонки в Южной Америке насчитывается пятьдесят видов только *Апæа*, и в состоянии покоя все они имеют самое обманчивое сходство с листом, однако каждый из них отличается от остальных смещением своих цветов, блеском и обычно отметинами, когда они присутствуют. Если бы мы хотели иметь возможность решить, носили ли эти специфические различия адаптивную природу или нет, нам прежде всего потребовалось бы знать, в каком типе леса обитали два соседних вида и в каких местах, среди какого вида листьев они имели обыкновение селиться. Даже тогда мы могли бы в лучшем случае знать только, был ли вид А лучше защищен, насколько это касалось наших собственных глаз, среди листьев леса А, чем вид В, и наоборот; но мы не могли сказать, *нуждаются ли они* в такой защите, или же вид А, если его перенести в лес В, будет чаще обнаруживаться и уничтожаться его врагами, чем в его собственном лесу-родине, и одно это могло бы доказать, что разница биологически важна, то есть требует отбора - ценность. Трудность, даже невозможность принятия таких решений, возможно, лучше всего можно проиллюстрировать на примере нашей местной фауны. Ни у кого не вызывает сомнений, что верхняя поверхность переднего крыла у так называемого знаменного мотылька (*Catocala*) обладает очень эффективной защитной окраской; днем мотыльки отдыхают, расправив крылья, на стволах деревьев, деревянных заборах, стенах и т. Д., И они настолько превосходно приспособлены к окружающей среде, что на них обычно не обращают внимания ни люди, ни животные. Но каждый из двенадцати немецких видов *Catocala* имеет особую защитную окраску; у *Catocala fraxini* она светло-серая, у *Catocala nupta* - темно-пепельно-серая, у *Catocala elocata* скорее желтовато-коричнево-серая, у *Catocala sponsa* оливково-коричневая, у *Catocala promissa* смесь беловато-серого и оливково-коричневого и так далее. Все эти окраски являются защитными; но может ли кто-либо, даже из наших самых опытных и зорких энтомологов, доказать, что каждый из этих различных оттенков цвета зависит от адаптации к обычному месту отдыха конкретного вида, к которому он принадлежит? И все же на *априорных* основаниях весьма вероятно, что это так. Но даже это ни в коем случае не решит проблему целиком, поскольку каждая из этих защитных цветовых схем состоит из нескольких, часто многих оттенков; так и должно быть, если они вообще хотят достичь своей цели, поскольку однотонно окрашенное крыло будет контрастировать с корой любого дерева и с каждым деревянным забором. Следовательно, поверхность крыла должна иметь на более светлом фоне ряд линий и прожилок, варьирующихся от коричневого до черного и обычно пересекающих крыло зигзагообразно; рядом с ними находятся пятна более светлого цвета, которые дополняют обманчивую картину. Эта "маркировка" крыла одинакова у всех двенадцати видов, и все же у каждого она отличается в деталях. У каждого она постоянна и, следовательно, является специфическим признаком. Но кто рискнет взять на себя задачу доказать, что каждая из этих полос, пятен, зигзагообразных линий и т. Д. Является или не является адаптивной, что детали являются необходимыми приспособлениями к месту отдыха, ставшему привычным для вида, или, с другой стороны, просто выражениями вариационных тенденций элементов маркировки, зависящих от зародышевого отбора? Это было бы невыполнимой задачей, и все

же мы здесь имеем дело с признаком, который, *в целом*, несомненно, является адаптивным; даже в отношении многих различий между другими видами нет уверенности.

Следовательно, мне кажется едва ли разумным говорить о "недостаточности естественного отбора", поскольку мы не в состоянии продемонстрировать, что мельчайшие особенности конкретных признаков являются результатами адаптации. Личный отбор вступает в действие всякий раз, когда вариации, производимые зародышевым отбором, достигают селекционной ценности; и можем ли мы определить точную точку, в которой это происходит в индивидуальных случаях, как я уже говорил ранее, теоретически совершенно безразлично.

Более того, есть случаи, в которых мы *можем* доказать, что специфические различия носят адаптивный характер. Когда из двух почти родственных видов лягушек сперматозоид одного обладает толстой головкой, а другого - тонкой, и когда в то же время микропиль, через который только и может проникнуть сперматозоид в яйцеклетку, широкий у первого вида и узкий у второго, мы имеем перед собой специфический признак, который, очевидно, носит адаптивный характер.

Чтобы получить ясность относительно значения естественного отбора в ограниченном смысле, то есть личного отбора, мне кажется гораздо более важным изучать различные группы животных и растений с особым упором на то, что они, несомненно, демонстрируют на пути адаптации. По этой причине я подробно обсуждал различные группы адаптаций в некоторых предыдущих лекциях, хотя, или, скорее, потому, что все они учат нас, что каждая часть каждого вида, будь то животное или растение, даже каждая секреция и, более того, каждая привычка, каждый унаследованный инстинкт, подвержены адаптации к условиям жизни. Кажется, трудно отказать признать, что это естественное впечатление, которое производит это исследование, и оно усиливается по мере увеличения наших знаний; *что каждая существенная часть вида не просто регулируется естественным отбором, но изначально производится им*, если не у рассматриваемого в данный момент вида, то у некоторых видов-предков; и, далее, что каждая часть может в высокой степени приспособиться к необходимости адаптации. Я неспроста так подробно обсуждал феномен мимикрии, поскольку он, прежде всего, учит нас тому, какой огромной способностью к адаптации обладает организм и какие незначительные части могут быть преобразованы в замечательной степени в соответствии с какой-либо реальной потребностью. Мы видели, что бабочка может приобретать окраску, полностью отличающуюся от окраски ее ближайших родственников, но придающую ей сходство с иммунным видом из другого семейства и, таким образом, более эффективно защищающую ее от преследования. Такой случай может быть обусловлен не доминирующей филетической силой, а случайным и внезапным изменением состояния равновесия детерминантной системы; это может зависеть только от естественного отбора, то есть от отсеивания разнообразных вариаций, предлагаемых зародышевым отбором, и беспрепятственного выражения и увеличения тех, которым отдано предпочтение.

Но не только эти мельчайшие вариации, незначительные по отношению ко всему строению животного, могут быть определены естественным отбором. То же самое относится и к филетической эволюции в целом; даже она не управляется предполагаемым внутренним принципом развития.

Адаптации по самой своей природе могут зависеть только от отбора, а не от внутреннего принципа эволюции, поскольку он мог бы вообще не учитывать внешние обстоятельства, но

вызывал бы вариации в организме совершенно независимо от них. Таким образом, рассматривая происхождение любой из более крупных групп животных, мы можем исключить филетическую способность как направляющую ее эволюции, как только мы сможем доказать, что все ее существенные структурные отношения, насколько они отличаются от таковых у близкородственных групп, являются адаптациями. Возможно, мы не сможем сделать это почти для всех групп животных, и вряд ли это будет возможно в отношении одной группы растений, потому что наше понимание *биологического* значения признаков, которое означает нечто большее, чем функциональное значение отдельных частей, и их соотношение как частей целого, редко бывает достаточно глубоким. Но среди животных мы можем сделать это в отношении некоторых групп; одна из них - отряд китов или китообразных.

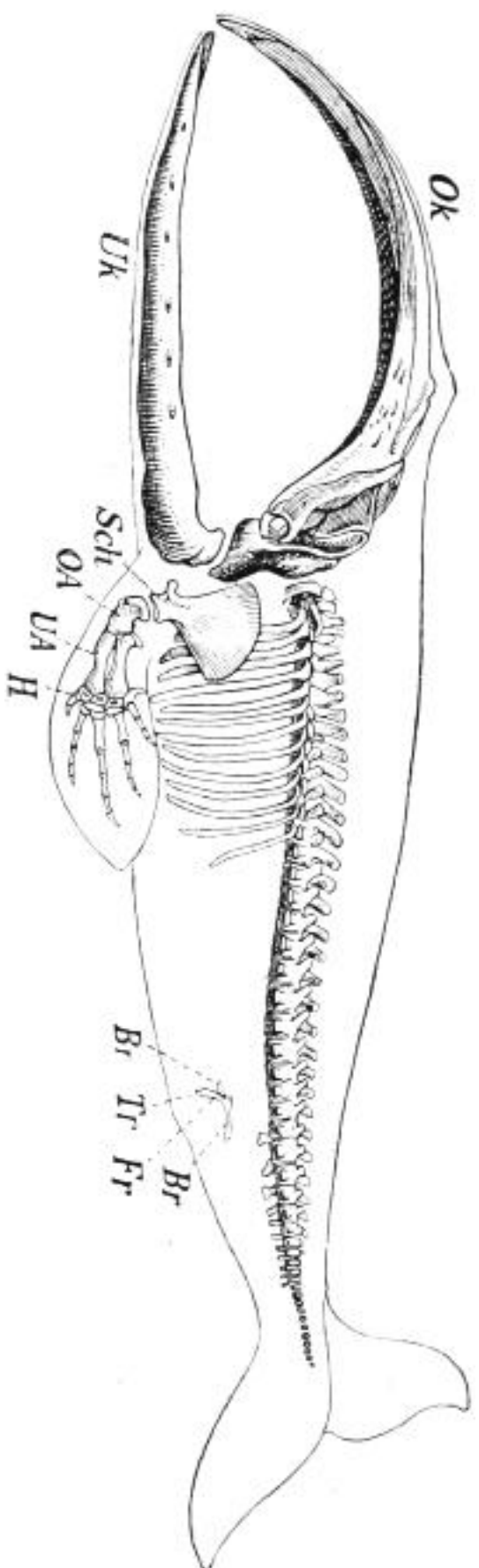


Рис. 130. Скелет гренландского кита с контурами тела. *Ок*, верхняя челюсть. *Ук*, нижняя челюсть. *Sch*, лопатка. *ОА*, предплечье. *UА*, кости предплечья. *Н*, кисть. *Br*, остаток таза. *Fr*, остаток бедренной кости. *Tr*, остаток нижней части ноги. После Клауса.

Китообразные, как хорошо известно, принадлежат к млекопитающим, то есть к классу, структура которого была создана для жизни на суше. Предки китообразных были похожи на других млекопитающих и обладали волосяным покровом и четырьмя ногами, а также телом, масса которого была распределена таким образом, что ее можно было нести на этих четырех ногах. Но все современные китообразные живут в море, и поэтому они полностью изменили форму своего тела; они стали веретенообразными, как рыбы, хорошо приспособленными к рассеканию воды, но неспособными передвигаться по суше. В то же время их задние конечности полностью исчезли и теперь могут быть продемонстрированы только в виде рудиментов в мышечной массе (рис. 130, *Br*, *Tr*, *Fr*), в то время как передние конечности превратились в плавники, в которых, однако, скрыт весь унаследованный, но сильно укороченный скелет руки млекопитающего (*ОА*, *UА*, *Н*). Кожа настолько полностью утратила свой волосяной покров, что в некоторых случаях никаких следов его не видно, кроме как у эмбриона. Все эти изменения являются адаптацией к водной флоре и фауне и не могли произойти независимо от влияния внешних условий. Но есть нечто гораздо большее. Толстый слой жира под кожей обеспечивает этому теплокровному животному эффективную защиту от охлаждения окружающей водой и в то же время придает ему соответствующий удельный вес для жизни в море; огромный хвостовой плавник, подобный рыбьему, но расположенный горизонтально, образует главный орган передвижения, и по этой причине задние конечности стали излишними и дегенерировали. Подобным образом исчезли и мышцы уха, поскольку орган слуха этого водного типа больше не приспособлен для приема звуковых волн через воздухоносную трубу, а получает их более коротким путем из окружающей воды, непосредственно через кости черепа. Значительные изменения в органах дыхания и кровообращения делают возможным длительное погружение под воду, а смещение наружных ноздрей от морды ко лбу позволяет животному делать вдох, когда оно всплывает из глубины на часто штормовую поверхность. Потребовалось бы много времени, чтобы перечислить все, что можно признать приспособительным у этих замечательных водных млекопитающих к жизни в том, что для их предков было бы чужой и враждебной стихией. Давайте рассмотрим, в частности, китового уса, например гренландского кита, и нас сразу же поразят огромные размеры головы, которая составляет около трети всего тела (рис. 130). Может ли это, оказывающее такое важное влияние на определение всего типа животного, быть результатом какой-то внутренней силы развития? Ни в коем случае! Это скорее приспособление к способу питания, свойственному этому плавающему млекопитающему, поскольку оно, в отличие от дельфинов и зубатых китов, питается не крупной рыбой и головоногими моллюсками, а мельчайшими нежными моллюсками — птероподами и пелагическими брюхоногими моллюсками, сальпами и тому подобными, которые часто покрывают поверхность Северного Ледовитого океана бесконечными косяками, иногда простирающимися на многие мили. Чтобы дать киту возможность питаться такими крошечными кусочками, было необходимо, чтобы он мог проглатывать огромные количества; поэтому зубы были бесполезны, они стали рудиментарными и могут быть продемонстрированы только у эмбриона в виде зачатков (зубных зародышей) в челюсти; но вместо них с неба полости рта свисают большие пластины "китового уса", совершенно своеобразного продукта слизистой оболочки рта, концы которого истерты в волокна и образуют сетку-сито для ловли мелких животных, поглощаемых морем. -вода. Сама

ротовая полость стала огромной, так что через сетку из пластин китового уса можно одновременно пропускать большое количество воды.

Когда я упоминаю, что особые изменения произошли также во внутренних органах, что легкие удлиннились в продольном направлении и, таким образом, животному легче находиться в воде в горизонтальном положении, что в ноздрях и гортани существуют особые устройства, которые позволяют животному дышать и глотать одновременно, и что диафрагма расположена почти горизонтально из-за длины легких, я думаю, что сказал достаточно, чтобы указать, что не только почти все в ките отличается от обычного типа млекопитающих, но и что все эти отклонения являются адаптацией к водному образу жизни. Если все, что характерно, то есть типично либо для отряда, либо для семейства, к которому принадлежат животные, зависит от адаптации, то какой простор остается для деятельности внутренней силы эволюции? Сколько остается от кита, когда адаптации вычитаются? Не более чем общая схема млекопитающего; но это было заложено в их предках еще до того, как киты вообще появились. Но если то, что делает китов такими, какие они есть, то есть вся "схема" кита, возникла в результате адаптации, тогда гипотетическая эволюционная сила — где бы она ни находилась — не имела отношения к происхождению этой группы животных.

Я говорил все это более десяти лет назад, но идея внутренней направляющей эволюционной силы прочно укоренилась во многих умах, и постоянно возникают новые модификации этой идеи, и из них наиболее опасными мне кажутся те, которые непонятны сами по себе, но предполагают, что использование такого понятия, как "органический рост", означает что угодно. То, что органический рост лежит в основе филетической эволюции организмов, может быть поддержано с любой научной точки зрения, как нашей, так и Нэгли, поскольку никто не является настолько крайним и односторонним, чтобы рассматривать процесс эволюции как обусловленный *исключительно* внутренними или *исключительно* внешними факторами. Таким образом, этот процесс всегда можно сравнить с ростом растения, который также зависит как от внутренних, так и от внешних воздействий. Но это говорит очень мало; нам еще предстоит показать, как много и как мало влияют эти внутренние и внешние факторы, какова именно их природа и какое отношение они имеют друг к другу. Таким образом, существует большая разница между верой, разделяемой Нэгли, в то, что "царства животных и растений должны были стать во многом такими, какие они есть на самом деле, даже если бы на земле не было адаптации к новым условиям и конкуренции в борьбе за существование", и резким подчеркиванием, в соответствии с только что рассмотренными фактами, что, в любом случае, целый отряд млекопитающих — китообразные — вообще никогда не смог бы возникнуть, если бы не было адаптации.

То же самое можно было бы доказать в отношении класса птиц, поскольку и у них мы способны распознать так много приспособительных черт, что мы можем сказать, что все, что делает их птицами, зависит от приспособления к воздушной жизни, от сочленений позвоночника до строения черепа и наличия клюва; от превращения передних конечностей в крылья, а задних - в очень оригинальные органы передвижения по суше или органы плавания в воде, от строения костей, положения, размера и количества внутренних органов, вплоть до микроскопических размеров. структура многочисленных тканей и частей тела. Что может быть более характерным для класса животных, чем перья птиц? Одних их достаточно, чтобы отличить этот класс от всех других живых классов; животное с перьями теперь может быть не чем иным, как птицей, и все же перо - это структура кожи, возникшая в результате адаптации, чешуя рептилии, которая была

преобразована настолько, что из ее передней конечности мог развиваться летательный орган. Таким образом, мы находим это даже в двух отпечатках примитивной птицы *Archæopteryx*, которые сохранились для нас в сланцах Соленхофена с юрского периода в истории земли. И в каких деталях проявляется адаптация в случае с перьями! Разве вся конструкция с ее пером, стержнем и лопастью не приспособлена в точности к своей функции, хотя она и является чисто пассивной? То, что я только что сказал обо всем классе птиц, справедливо и для этой индивидуальной структуры, пера; все в ней является адаптацией, и действительно, иллюстрирует адаптацию в двух направлениях, поскольку, во-первых, перья, образуя широкую, легкую и в то же время устойчивую поверхность, с помощью которой можно разгонять воздух, действуют как органы полета, в то время как они также являются наиболее эффективным из возможных удерживающих тепло покровом. В обоих этих направлениях их достижения граничат с изумительными. Мне достаточно напомнить о самом недавнем открытии в этой области, доказательстве, недавно приведенном венским физиологом Зигмундом Экснером, что перья становятся положительно электрическими в своем поверхностном слое и отрицательно электрическими в более глубоком, когда они трутся друг о друга и ударяются о воздух. Но они трутся всякий раз, когда птица летит или движется, и следствием контраста в электрическом заряде двух слоев является то, что покровные перья плотно прилегают к пуховым перьям, в то время как, с другой стороны, аналогичная зарядка пуховых перьев заставляет их взаимно отталкивать друг друга, в результате чего между ними сохраняется слой воздуха, и, таким образом, между кожей и покровными перьями образуется рыхлая заросль перьев, равномерно пронизываемая воздухом, — наиболее эффективное средство сохранения тепла, какое только можно себе представить. Электрические признаки перьев — и то же самое верно для волосков животных — таким образом, не являются безразличными признаками, а имеют заметное биологическое значение, и то же самое верно для почти микроскопического ряда маленьких крючочков, которые прикрепляют шипы кроющих перьев друг к другу и, таким образом, образуют относительно прочную, но чрезвычайно легкую поверхность крыльев, которая оказывает сильное сопротивление воздуху. Но поскольку мы должны рассматривать эти крючки как адаптацию, мы также должны рассматривать электрические свойства перьев и думать о них как о возникших в результате естественного отбора, как настаивал сам Экснер.

Если мы в состоянии признать, что все наиболее заметные черты организации у китообразных и Птиц обусловлены адаптацией, мы должны заключить, что у остальных больших групп животного царства главными и существенными частями структуры являются приспособления к условиям жизни, даже несмотря на то, что отношения между внешними обстоятельствами и внутренней организацией не так легко распознать. Ибо, если бы вообще существовала внутренняя эволюционная сила, мы были бы в состоянии распознать ее действие в происхождении рас китообразных и Птиц; но если такой силы нет, то даже в тех случаях, когда условия жизни не так заметно различаются, как у китообразных и Птиц, мы должны отнести типичную структуру группы к адаптации. Таким образом, все в организмах зависит от адаптации, не только основные черты организации, но и мелкие детали в той мере, в какой они обладают селекционной ценностью; только то, что лежит ниже этого уровня, определяется одними внутренними факторами, зародышевым отбором; но это не императивная сила в том смысле, в каком этот термин используют Нагели и его последователи, поскольку ею можно управлять; она не обязательно ведет к неизменной и predetermined цели, но ее можно направить в зависимости от обстоятельств по многим различным путям. Но именно это

составляет главную проблему теории эволюции — как развитие, обусловленное внутренними причинами, может в то же время приводить к адаптации к внешним обстоятельствам.

Эта лекция была уже переписана и готова к печати, когда я получил первый том новой работы Де Фриза, в которой этот выдающийся ботаник развивает новые взгляды на трансформацию видов, основанные на многочисленных экспериментах, проводимых в течение многих лет над изменчивостью растений. Поскольку не только его взгляды, но и интересные факты, которые он излагает, по-видимому, противоречат выводам о трансмутации организмов, которые я пытался установить, я не могу удержаться от того, чтобы кое-что сказать по этому вопросу.

Де Фриз не верит, что трансформация видов может зависеть от совокупного суммирования мельчайших "индивидуальных" вариаций; он проводит различие между "вариациями" и "мутациями" и приписывает только последним способность изменять характер вида. Он рассматривает первые как простые флуктуирующие отклонения, которые могут быть усилены искусственным отбором и даже, с трудом, при тщательном и чистом разведении в течение длительного периода, могут быть использованы для придания характера новой породе, но которые вообще не играют никакой роли в естественном ходе филогенеза. Что касается филогении, он утверждает, что какое-либо влияние оказывают только "мутации", то есть большие или меньшие сальтаторные вариации, которые возникают внезапно и которые с самого начала имеют тенденцию к чистой передаче, то есть к истинному размножению.

Факты, на которых в основном основаны эти взгляды, - это наблюдения и эксперименты по выведению вида примулы вечерней (*Oenothera*). Ранее он был выращен в соседнем саду и сам высаживался оттуда в поле. Многочисленные экземпляры этого растения *Nothera lamarckiana*, произрастающие там, находились в состоянии заметной "флуктуирующей" изменчивости, но, кроме того, среди них росли две сильно расходящиеся формы, которые, должно быть, произошли от других, и которые побудили Де Фриза взять родительский образец для выращивания в надежде, что из него получатся новые формы, в Ботаническом саду Амстердама. Эта надежда оправдалась; во втором культивируемом поколении среди 15 000 растений было десять, которые представляли две дивергентные формы, и в последующих поколениях эти формы повторялись несколько раз и во многих случаях, и появилось пять других новых форм, большинство из них в нескольких экземплярах и в разных поколениях исходного подвоя. Все эти новые формы, которые Де Фриз называет "элементарными видами", размножаются правильно, то есть, когда их оплодотворяют их собственной пылью, они дают семя, которое дает начало тому же самому "элементарному виду". Различия между новыми формами обычно многообразны и того же рода, что и различия между "элементарными" видами диких линнеевских видов. Но, согласно Де Фризу, то, что мы привыкли со времен Линнея называть "видом", является собирательной категорией, компонентами которой являются те "элементарные" виды, которые Де Фриз наблюдал в своих экспериментах с другими. У других видов, таких как *Виола трехцветная* и *Драба верная*, ботаникам давно известны сорта истинной селекции, которые были тщательно изучены и проверены экспериментально, особенно А. Джорданом, а совсем недавно и Де Бари.

Все "виды", согласно концепции Линнея, состоят, утверждает Де Фриз, из большего или меньшего числа (в *Драбе* их двести) этих "элементарных" видов, и они возникают, как доказано на примере *Oenothera*. Согласно этой точке зрения, виды должны быть результатом чисто внутренних причин развития, которые проявляются как "мутации", то есть как сальтаторные

вариации, которые стабильны и передаются с самого начала, и среди которых борьба за существование решает, какие из них выживут, а какие будут уничтожены. Ибо сами мутации не происходят в определенном направлении; они иногда выгодны, иногда безразличны, иногда даже вредны (например, когда исключается один пол), и поэтому всегда лишь часть мутаций, часто всего несколько, оказываются способными к постоянному существованию. Таким образом, "виды не возникают в результате борьбы за существование, но они уничтожаются ею" (стр. 150); естественный отбор делает не что иное, как отсеивает то, что непригодно для существования, он не оказывает никакого избирательного, в смысле директивного, влияния на выживших. Различие в природе вариаций ранее поддерживал американский палеонтолог Скотт, хотя и по другим причинам, а также с другим значением. Он полагал, что вариации в определенном направлении необходимы для объяснения прямого курса развития, которому на самом деле следовали многие группы животных, такие как лошади и жвачные, и который, по его мнению, нельзя было приписать совокупной адаптации к условиям жизни. "Мутации" Де Фриза отличаются от "флуктуирующих" вариаций не следованием определенному направлению, а тем, что они строго наследуемы, что они "правильно размножаются". Верно, что "флуктуирующие" индивидуальные различия также передаются по наследству и могут быть усилены искусственным отбором, но им не хватает одного, что сделало бы их составными частями естественного вида, а именно постоянства; они не размножаются по-настоящему и, следовательно, никогда не зависят от отбора, но требуют постоянного повторного отбора, чтобы их можно было поддерживать в чистоте. Они образуют "породы", а не виды, и, если их предоставить самим себе, они вскоре возвращаются к признакам родительского вида, как хорошо известно о многочисленных "облагороженных расах" среди наших злаковых. Следовательно, Де Фриз категорически отрицает, что новый вид мог быть выведен естественным отбором из "флуктуирующих" вариаций, и не только потому, что постоянства признака нет, но и потому, что способность признака к усилению очень ограничена. Обычно ничего больше не может быть достигнуто, кроме удвоения исходного персонажа, и тогда прогресс становится более трудным и, наконец, совсем прекращается.

Это четкие выводы, основанные на внушительном массиве весомых фактов. Я охотно признаю, что редко читал научную книгу с таким интересом, как *"Теорию мутаций"* Де Фриза. Тем не менее я полагаю, что Де Фриз, возможно, зашел слишком далеко, поскольку он явно переоценивает ценность своих фактов, какими бы интересными и важными они, несомненно, ни были, и под влиянием всего нового упускает из виду то, что находится перед ним — другой аспект трансмутации видов, которому почти исключительно было посвящено внимание большинства наблюдателей со времен Дарвина и Уоллеса, - я имею в виду происхождение адаптаций. Не то чтобы он не упоминал об этом, он предполагает в отношении своих мутаций "отбор, действующий в постоянном направлении", и пытается интерпретировать их в терминах этого, но поскольку мутации происходят по чисто внутренним причинам — я имею в виду, без какой-либо связи с необходимостью новой адаптации - и происходят только у небольшого процента особей и без определенного направления, их, вероятно, недостаточно для объяснения *адаптации*, которая, по-видимому, доминирует во всем органическом мире. Но это как раз тот момент, когда многие ботаники перестают понимать зоологов, потому что среди растений меньше приспособлений, чем среди животных; или, в любом случае, приспособления у растений демонстрируются не так легко, как у животных, которые нередко кажутся нам полностью построенными из приспособлений.

В этой книге и в самой этой главе я уже так много обсуждал адаптации и их происхождение, что мне достаточно обратиться к этим страницам, чтобы получить убедительные доказательства того, что мы не можем думать о них как о вызванных накоплением и усилением индивидуально возникающих сальтаторных "мутаций". Даже если мы предположим, что скачки мутаций могут увеличиваться в ходе поколений; короче говоря, даже если мы скажем, что мутации - это все те вариации, которые правильно размножаются и приводят к развитию видов, в то время как вариации - это те, которые этого не делают. Это было бы всего лишь игрой слов, поэтому давайте скажем, что колеблющиеся вариации действительно отличаются по своей природе, то есть по своим причинам, от мутаций. Де Фриз делает большой акцент на том факте, что эти два вида вариаций должны резко отличаться друг от друга, и это, возможно, было полезно или необходимо для первого исследования представленных ему фактов, поскольку мы должны сначала проанализировать, а затем рекомбинировать, но то, что вариации и мутации в действительности различны по природе, безусловно, не может быть принято, поскольку бесчисленные адаптации могли возникнуть только в результате увеличения индивидуальных вариаций. Следовательно, они должны быть способны к "чистому размножению", даже если они, возможно, не сделали этого в случаях искусственного отбора, которые наблюдались до сих пор. Как возможно, что случайные мутации без определенного направления, встречающиеся лишь изредка и у небольшого процента особей, могут объяснить происхождение маркировки листьев у *каллим* или *Анеи*- смещение первоначальных нервных окончаний крыльев с образованием жилок на листьях и точное соотношение этих жилок на поверхностях обеих пар крыльев? И даже если бы мы допустили, что могла произойти мутация, которая совершенно случайно привела к тому, что жилки передних и задних крыльев встретились, это все равно не было бы адаптацией к листьям, поскольку все еще отсутствовал бы инстинкт, который заставляет бабочку, когда она садится, удерживать крылья в таком положении, чтобы два рисунка на передних и задних крыльях подходили друг к другу. Требуются соответствующие мутации нервной системы, подходящие для этой цели, но это слишком много, чтобы приписывать счастливой случайности! То же самое справедливо и в отношении всего рисунка листьев на двух крыльях, поскольку он никак не мог возникнуть как единое целое в результате внезапной мутации. Целый ряд возражений, выдвигавшихся на протяжении нескольких десятилетий против теории естественного отбора Дарвина-Уоллеса, которые основывались на невероятности того, что случайные вариации не в определенном направлении могли дать подходящий материал для необходимых адаптаций, можно гораздо сильнее выдвинуть против мутаций, которые проявляются в гораздо меньшем количестве и с меньшим разнообразием.

Но именно — как мы уже видели — в отношении существующей почти повсюду необходимости совместной адаптации многочисленных вариаций самых разных частей "теория мутаций" терпит полное фиаско. Калейдоскопическая картина, мутация, подразумевается с самого начала и должна быть принята или отвергнута точно так же, как это происходит в борьбе за существование; но гармоничная адаптация требует постепенного, одновременного или последовательного целенаправленного изменения всех соответствующих частей, и это может быть обеспечено только с помощью постоянно возникающих вариаций, которые усиливаются зародышевым отбором и направляются личным отбором.

Многие натуралисты, и особенно многие ботаники, рассматривают адаптацию как нечто второстепенное, нечто, данное видам между прочим для улучшения условий их существования, но не влияющее на их природу — возможно, сравнимое с одеждой, которую человек носит для защиты от холода; но вряд ли это реальное положение дел.

Глубоководные экспедиции, проведенные Чаном в 1898 и 1899 годах, сделали много интересных открытий в отношении животных, обитающих в глубинах океана, все из которых демонстрируют своеобразную адаптацию к особым условиям своей жизни, и особенно к темноте больших глубин. Одним из самых поразительных открытий было открытие светящихся органов, которые встречаются не у всех, но у очень многих животных, обитающих на дне бездны, а также у животных, обитающих на различных уровнях над дном бездны. Иногда это железы, выделяющие светящееся вещество, но иногда это сложные органы, "фонари", которые управляются волей животного и внезапно выделяют луч света и проецируют его в определенном направлении, подобно электрическому прожектору. Эти органы имеют сложнейшую структуру, состоящую из нервов и хрусталиков, которые фокусируют свет, и в целом мало чем отличаются от глаз. То, что структура такого рода возникла внезапно в результате "мутации", непостижимо; она могла возникнуть только из простых начал путем постепенного увеличения своей структуры наряду с постоянным строгим отбором среди возникших вариаций. Все они зависят от сложной "гармоничной" адаптации и, возможно, не могут быть получены в результате мутаций, то есть из готовых структурных "конstellаций", если только мы не призовем на помощь чудо. Но фонарики такого рода встречаются у многих разных видов животных — у ракообразных-шизопод, у креветок, у рыб разных родов и семейств. У многих рыб есть длинные ряды светящихся органов по бокам и на брюхе, и они, вероятно, служат для освещения морского дна и облегчения поиска пищи; у других светящиеся органы расположены на морде прямо над широким прожорливым ртом, и в этом положении они, несомненно, имеют значение, приписываемое им Чунем, а именно, что они привлекают мелких животных, точно так же, как электрические лампы привлекают всевозможных ночных животных, и особенно насекомых, в большом количестве к их уничтожению. Но не только рыбы, но и моллюски, например, головоногие моллюски больших глубин, развили светящиеся органы, и у одного вида головоногих моллюсков около двадцати крупных светящихся органов, похожих на сверкающие драгоценные камни, ультрамариновые, рубиново-красные, небесно-голубые и серебристые, в то время как у другого вся поверхность брюха усеяна маленькими светящимися органами, похожими на жемчуг. Даже если мы не можем быть вполне уверены в особом использовании этих фонарей глубоководными животными, не может быть никаких сомнений в том, что они являются адаптацией к темноте больших глубин, и когда мы находим *те же самые* адаптации (в физиологическом смысле) у многих животных, принадлежащих к самым разнообразным группам, нет возможности отнести их к внезапным мутациям, которые возникли внезапно в этих группах, без отношения к полезности, и все же не произошли ни у одного животного, живущего на свету. Только "вариации", прогрессирующие и комбинирующиеся в направлении полезности, могут дать нам ключ к объяснению происхождения таких структур.

То же самое относится и к глазам глубоководных животных. Одно время считалось, что все обитатели темных областей потеряли свои глаза. Так обстоит дело со многими пещерными животными и обитателями лишенных света глубин наших озер, но в абиссальной зоне моря только у некоторых рыб и ракообразных глаза выродились до такой степени, что исчезли совсем. Более того, исчезновение, по-видимому, происходит у видов, которые ограничены дном океана в своих поисках пищи, и которые, следовательно, могут больше использовать свои органы осязания, чем глаза, поскольку, хотя дно океана, несомненно, содержит на обширных территориях изобилие пищи для этих грязеедов, оно освещено лишь частично, то есть только в местах, где есть светящиеся животные, такие как колонии полипов и т. Д. Тот факт, что столь многие животные больших глубин обладают способностью к освещению, очевидно,

обуславливает не то, что большинство иммигрантов в абиссальную зону должны потерять свои глаза за ненадобностью, а то, что они должны приспособить их к свету, который очень слаб по сравнению со светом поверхностных слоев. Глаза глубоководных рыб, например, либо чрезвычайно велики и поэтому приспособлены для восприятия слабого света глубин, либо они изменились другим и очень характерным образом: они вытянулись в виде цилиндра, который выступает далеко за уровень головы. Это выглядит почти так, как если бы животные смотрели в театральный бинокль, и Чун назвал эти глаза "глазами-телескопами". А. Брауэр недавно показал, какие далеко идущие изменения были необходимы первоначальному глазу рыб, чтобы превратить его в орган для видения в темноте. Эти вариации, однако, произошли в глазах самых разнообразных животных, обитающих в морских глубинах, и "глазами-телескопами" обладают не только различные семейства глубоководных рыб, но также ракообразные и головоногие моллюски. Даже наши совы обладают довольно похожим строением, хотя оно и не выступает за пределы головы таким же образом. Здесь мы снова имеем дело с явлением, которое Оскар Шмидт в свое время назвал *конвергенцией*, то есть соответствующими приспособлениями к сходным условиям у животных форм, генеалогически не связанных друг с другом. Не все эти глаза-телескопы произошли от одного вида, который в один из "периодов мутации" внезапно произвел эту комбинацию гармоничных адаптаций, но они возникли независимо в результате вариаций, шаг за шагом продвигаясь в направлении требуемой цели, то есть посредством естественного отбора, основанного на зародышевом отборе. Только так можно понять их происхождение.

Но то, что является временем адаптации глаз к темноте, верно в какой-то мере для всех глаз, ибо глаза животных - это не просто декоративные точки, которые могут присутствовать или отсутствовать; они не могли возникнуть у какого-либо животного в результате внезапной мутации — они были приобретены с трудом, путем медленного увеличения постепенно совершенствующихся приспособлений; это части, которые имеют наиболее точную внутреннюю корреляцию со всей организацией животного и которые могут прекратить свое существование только тогда, когда станут излишними. Таким образом, происхождение глаз кажется мне мыслимым только на основе зародышевого отбора, контролируемого в направлении того, что является целенаправленным естественным отбором, то есть на основе колеблющихся вариаций, а не случайно.

Так обстоит дело со всеми адаптациями. Точно так же, как глаза животных являются приспособлениями, которые используют световые волны в интересах организма и его выживания, то же самое верно для всех органов чувств, органов осязания, органов обоняния и слезения, органов слуха и так далее. Животное не может обойтись без них; сначала возникли низшие органы чувств, а затем и высшие; все более высокая организация животного обусловила это, и многоклеточное животное без сенсорных структур немыслимо. То же самое можно сказать и о нервной системе в целом, функция которой заключается в преобразовании в действие стимулов, получаемых через органы чувств, либо непосредственно, либо посредством промежуточных нервных клеток, которые образуют центральные органы все возрастающей сложности по составу. Как глаза-телескопы развились у некоторых групп глубоководных животных независимо друг от друга и, конечно, не в результате случайной мутации, а под давлением необходимости в конкуренции, так и все органы, которые мы только что назвали, вся нервная система со всеми ее органами чувств, должно быть, возникли в результате одних и тех

же факторов эволюции в многочисленных независимых генеалогических линиях. И не следует предполагать, что это все; то, что верно для органов чувств - что они необходимы, — несомненно, верно также для всех частей и органов животного тела, как в целом, так и в каждой детали. Это не может быть продемонстрировано во всех случаях, но, тем не менее, несомненно, что это относится также ко всем органам передвижения, пищеварения и размножения, ко всем группам животных, а также к различиям между ними, даже если они не всегда могут быть очевидной адаптацией к условиям жизни. Какую роль остается играть мутации, если почти все является адаптацией? Возможно, специфические различия; и они на самом деле во многих случаях не могут быть с уверенностью истолкованы как адаптации, хотя это вряд ли можно считать доказательством того, что это не так. Возможно, также геометрические скелеты многих одноклеточных, в которых мы опять-таки не можем распознать какой-либо определенной связи с образом жизни. Достаточно легко представить, что удивительно правильный и часто очень сложный кремнистый скелет радиолярий или диатомовых водорослей возник в результате солевых мутаций, и "скачки" значительной величины, несомненно, были необходимы, чтобы произвести некоторые из многообразных преобразований здесь, как и везде. Но лишены ли они значения для жизни организмов, мы пока что совершенно не в состоянии решить. Здесь также следует быть осторожным, заключая, что эти органические "кристаллизации" не имеют значения, и, следовательно, делать вывод, что они возникли внезапно по чисто внутренним причинам. Один из специалистов по диатомовым водорослям, Ф. Шютт, показал нам, что различия в длине скелетного отростка перидиней имеют определенное отношение к их способности плавать в морской воде, что длинные скелетные руки или рога, которые эти микроскопические растительные организмы вытягивают в окружающую воду, образуют поплавковый аппарат, поскольку их трение о частицы воды предотвращает погружение и позволяет им плавать в течение значительного времени примерно на одном и том же уровне. Таким образом, эти скелетные формы являются адаптациями, и Чун недавно смог подтвердить вывод о том, что эта адаптация точно регулируется, поскольку длина этих рогов варьируется в зависимости от удельного веса различных океанских течений, виды с "чудовищно длинными" рогами встречаются, например, в Гвинейском заливе, который отличается низкой соленостью и высокой температурой (рис. 131, А), в то время как в экваториальных течениях с более высокой соленостью и более холодной водой, а следовательно, и с более высоким удельным весом, преобладают виды *Peridineae* с "очень длинными" рогами. короткие' процессы и относительно неразвитый поплавковый аппарат (рис. 131, Б). В ходе путешествия было ясно видно, что длинноруких перидиней стало больше по мере того, как корабль переходил из Северного экваториального течения в Гвинейский залив, и что постепенно они полностью заняли это место, но позже, когда "Вальдивия" вошла в Южное экваториальное течение, они исчезли "все сразу". Таким образом, в этом случае, когда завеса над отношениями между формой и функцией у одноклеточных организмов была немного приподнята, мы признаем, что мельчайшие части клеточного тела подчиняются законам адаптации, и последовательное мышление должно привести нас к пониманию того, что такое адаптация. убежденность в том, что даже у самых низших организмов вся структура во всех ее существенных чертах зависит от адаптации.

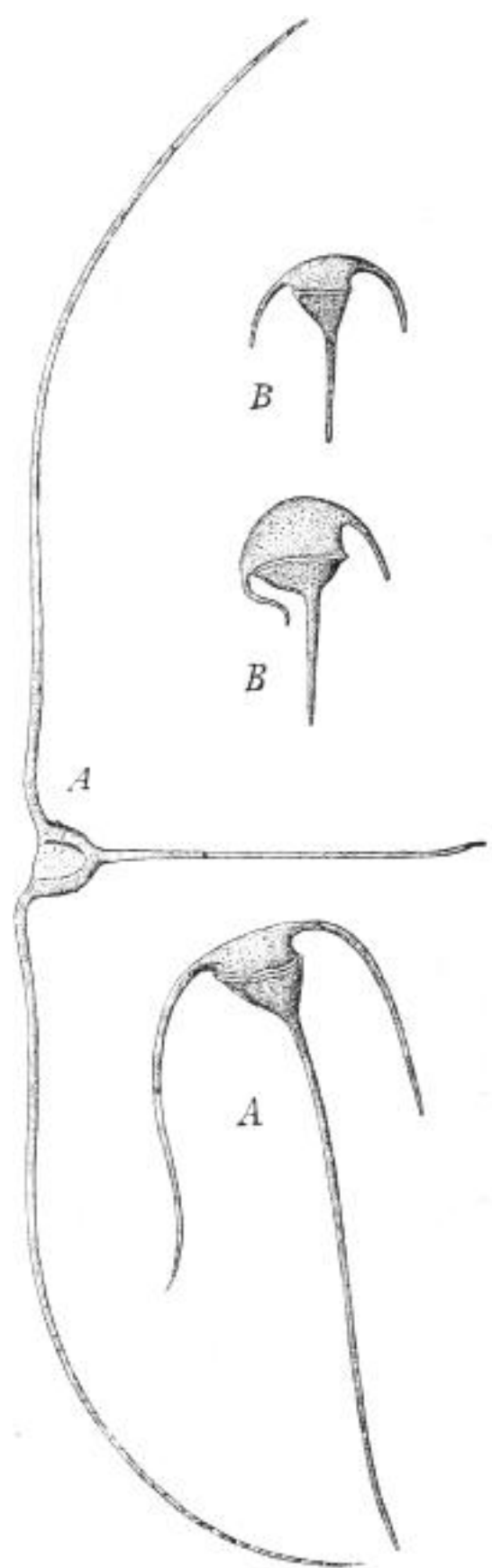


Рис. 131. Peridineæ: разновидность *Ceratium*. А, из Гвинейского залива. В, из Южных экваториальных течений. После Чуна.

Если рога перидинии вырастают в двенадцать раз по сравнению с обычной длиной в результате приспособления к жизни в морской воде с соленостью, увеличенной до 0,002%, то, несомненно, не только протоплазматические частицы тела, образующие рога, но и все остальное также могут быть способны к адаптации; и если протоплазма *перидиния* обладает такой способностью приспособливаться к внешним условиям, тогда способность к адаптации должна быть общей характеристикой всех одноклеточных организмов или, скорее, всего живого вещества. Как будет видно позже, различные свидетельства приведут нас к одному и тому же выводу. Но признание этого должно сильно ограничить сферу действия, которую мы можем приписать сальтаторным мутациям в том смысле, в каком этот термин используется Де Фризом, поскольку адаптации по самой своей природе не могут возникнуть внезапно, а должны возникать постепенно, шаг за шагом, из "вариаций", которые сочетаются друг с другом в определенном направлении под влиянием косвенного, то есть избирательного влияния условий.

Согласно теории Де Фриза, кажется, что "вариации", усиленные отбором, никогда не смогут стать постоянными, и что даже степень, до которой они могут быть увеличены, очень ограничена. Что касается этого последнего пункта, Де Фриз, как мне кажется, упускает из виду тот факт, что каждое усиление персонажа должно иметь пределы, установленные гармонией частей, которые не могут быть превышены, если одновременно не варьируются другие части. Фактически, искусственный отбор во многих случаях достигает предела, который он не может преодолеть, потому что у него нет контроля над неизвестными другими частями, которые следует варьировать, чтобы желаемый признак мог быть усилен еще больше. Естественный отбор во многих случаях был бы способен достичь этого, при условии, что вариация полезна. Но какая польза от свеклы, когда содержание сахара в ней увеличивается вдвое, или от овса Андербек, который высоко ценится человеком? И все же многие индивидуальные признаки были весьма значительно усилены у домашних животных путем отбора: из них нам достаточно вспомнить только японского петуха с хвостовыми перьями длиной в двенадцать футов.

Но, несомненно, эти искусственные вариации обычно не "размножаются по-настоящему" в том смысле, в каком это сделали мутации, описанные Де Фризом, то есть они передают свои признаки в чистоте только при постоянном сотрудничестве искусственного отбора. По крайней мере, так, по-видимому, обстоит дело, согласно Де Фризу, с облагороженными злаковыми культурами, которые, если их выращивать в больших количествах, быстро вырождаются. Однако у многих пород животных это не так в одинаковой степени; многие, даже большинство, наиболее отчетливых рас голубей размножаются правильно и вырождаются только при скрещивании с другими.

Де Фриз считает ошибкой полагать, что искусственный отбор, проводимый в течение длительного времени, приведет к успеху в создании породы, которая — как он выражается, будет независима от дальнейшего отбора и сохранит свою чистоту. Опыт не может решить этого, поскольку мы не располагаем неограниченным временем, необходимым для отбора, но

теоретически вполне понятно, что вариация, возникшая в результате отбора, была бы более склонна к истинному размножению, чем дольше практиковался отбор, и ничто не мешает ей стать в конечном счете такой же постоянной, как естественный вид. Ибо в начале размножения мы должны предположить, что вариация содержится лишь в небольшом количестве идентификаторов; по мере увеличения числа поколений все больше и больше идентификаторов с этой вариацией будут входить в состав зародышевой плазмы, и чем больше преобладают идентификаторы породы, тем меньше вероятность того, что возврат к родительской форме будет вызван шансами редуцирующего деления и амфимиксиса. То, что большинство, если не все породы голубей, все еще содержат идентификаторы предковой формы в зародышевой плазме, хотя, вероятно, лишь небольшое их количество, мы видим по случайному возврату к скальному голубю, который происходит при повторном скрещивании видов, но что предковые идентификаторы также могут содержаться в зародышевой плазме давно существующих природных видов, подтверждается появлением полосатости у гибридов лошадей. Мы можем понять, почему эти наследственные идентификаторы не должны были давным-давно быть удалены из зародышевой плазмы естественным отбором, поскольку они не наносят вреда и могут оставаться, так сказать, необнаруженными. Только когда они оказывают вредное воздействие, ставя под угрозу чистоту нового видового типа, они могут и должны быть устранены естественным отбором, и он не прекращает действовать, как это делает селекционер-человек, а продолжается без паузы.

Поэтому я считаю ошибкой со стороны Де Фриза исключение флуктуирующей изменчивости из участия в трансформации организмов. Действительно, я считаю, что это играет самую большую роль, потому что адаптация не может возникнуть в результате мутаций или может произойти только в исключительных случаях, и потому что целые семьи, отряды и даже классы основаны на адаптации, особенно в том, что касается их главных признаков. Мне достаточно вспомнить различные семейства паразитических ракообразных, китообразных, птиц и летучих мышей. Ни одна из этих групп не могла возникнуть в результате сальтаторной, возможно, даже регрессивной "мутации": они могли возникнуть только в результате вариации в определенном направлении, которую мы можем рассматривать только как результат отбора флуктуаций детерминант зародышевой плазмы, которые постоянно проявляют себя.

Разница между "флуктуирующей" изменчивостью и "мутацией" мне кажется, заключается в следующем: первая всегда имеет свою основу только в небольшом большинстве id зародышевой плазмы, в то время как мутация должна присутствовать в большинстве id, если мы хотим, чтобы она стабильно передавалась с самого начала. Как это происходит, мы не можем сказать, но мы можем предположить, что аналогичные влияния, вызывающие вариации внутри зародышевой плазмы, могут вызывать вариации многих id в одном и том же направлении. Мне нужно только напомнить то, что я уже говорил относительно происхождения солевых вариаций, таких как медно-буковый и подобные случаи. Эксперименты, проведенные Де Фризом, как мне кажется, дают весомую поддержку моей интерпретации этих явлений. Де Фриз сам выделяет "период до мутации", точно так же, как я предположил, что вариации, которые внезапно начинают проявляться, долгое время находились в процессе подготовки внутри зародышевой плазмы посредством зародышевого отбора. Сначала, возможно, только в нескольких ids, но впоследствии во многих установилось бы новое состояние равновесия детерминантной системы, которое оставалось бы невидимым до тех пор, пока вероятность уменьшения деления и амфимиксиса не дала бы преобладание определенному большинству "ids мутаций". В

экспериментах, проведенных Де Фриз, одни и те же семь новых "видов" производились неоднократно и независимо друг от друга в разных поколениях *Oenothera lamarckiana*

Моя интерпретация, согласно которой большее или меньшее количество идентификаторов были носителями новых форм, получает дальнейшее подтверждение в экспериментах, поскольку новые виды не всегда правильно размножались. Так, де Фриз обнаружил один вид, *Oenothera scintillans* среди наследников или в другой группе около 70%; остальные потомки принадлежали к формам *lamarckiana* или *oblonga*, но число чистых наследников можно было увеличить путем отбора!

Я не могу уделить достаточно места, чтобы полностью остановиться на этих очень интересных экспериментах; но один момент все же необходимо отметить: родительская форма, *Oenothera lamarckiana* Это говорит в пользу, с одной стороны, глубоко укоренившейся связи между "вариацией" и "мутацией", а, с другой стороны, указывает на то, что сальтаторная вариация может быть вызвана переносом на изменившиеся условия жизни — как предполагал в свое время Дарвин и как я пытался показать в предыдущем обсуждении. Я полагаю, что Де Фриз справедливо предполагает периоды мутаций; но это не периоды, предписанные, так сказать, изнутри, как должны предполагать те, кто верит в "филетическую силу"; они вызваны влияниями окружающей среды, которые влияют на поток питательных веществ внутри зародышевой плазмы и которые, латентно усиливаясь, вызывают частично простую изменчивость, частично мутации, как я указал в разделе об изоляции (т. ii. стр. 280), и действительно, в одном из моих самых ранних вкладов в теорию происхождения[30]. В этом эссе я предложил вывод о том, что периоды постоянства чередуются с периодами изменчивости, основывая свое мнение на общих соображениях и на исследовании Хилгендорфом раковин улиток Штайнхайма. Согласно другим экспериментам Де Фриза, мы можем предположить, что периоды повышенной изменчивости могут приводить к заметным вариациям, иногда затрагивающим несколько признаков одновременно и встречающимся во многих id, которые до сих пор назывались "сальтаторными" вариациями, и которые нам, возможно, следовало бы в будущем называть, вместе с Де Фриз, *мутациями*.

[30] *Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung*, Leipzig, 1872, p. 51.

Мы пока не можем определить, насколько далеко простирается влияние таких мутаций. Я думаю, очевидно, что сам Де Фриз переоценил это, но сколько видов-типов, которые мы обнаруживаем сегодня, зависят от простой мутации, можно будет с какой-либо определенностью определить только после дальнейших исследований. В настоящее время хорошо бы прояснить обоснованность общего вывода о том, что всякая "сложная" и особенно всякая "гармоничная" адаптация должна зависеть не от "мутации", а только от "вариации", управляемой отбором. Поскольку виды по существу являются комплексами адаптации, происходящими из основы предыдущих комплексов адаптации, остается, насколько я могу видеть, лишь небольшое поле индифферентных признаков, определяемых мутациями, если, конечно, мы не будем включать в термин "мутация" все вариации, которые приобретают устойчивость, но это было бы просто игрой слов. На мой взгляд, не существует определенной границы между вариацией и мутацией, и разница между этими двумя явлениями зависит исключительно от количества — большего или меньшего — идентификаторов, которые менялись в одном направлении.

ЛЕКЦИЯ XXXIV

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОПРЕДЕЛЕННОГО ТИПА (продолжение)

Иллюстрация филетической эволюции по аналогии—Примирение Нэгели и Дарвина—Единству определенного типа способствуют климатические вариации—Естественным отбором: иллюстрация из водных животных—Прямой путь эволюции—Естественный отбор работает совместно с амфигониями—Влияние изоляции на определение конкретного типа—Продолжительность периодов постоянства—Сибирские сосновые сойки—Виды, так сказать, "изменчивые кристаллы"—Постепенное увеличение постоянства и уменьшение реверсий—Физиологическая сегрегация видов через взаимную стерильность—Физиологический отбор Романеса—Породы домашних животных, взаимно фертильные, предположительно, следовательно, и "амиктические" виды—Взаимная плодовитость видов растений—Взаимная стерильность, безусловно, не являющаяся условием разделения видов—Разделение видов без амфигонии—Лишайники—Разделение видов помимо изоляции и взаимной стерильности, *Lepus variabilis*.

Ход наших мыслей в прошлой лекции снова вернул нас к так называемым "индифферентным" признакам, появление которых так часто используется как свидетельство против естественного отбора, как доказательство того, что эволюцией, по существу, управляют только внутренние силы. Но это возражение было основано на ошибочности, поскольку тот факт, что первые небольшие вариации обусловлены внутренними процессами в зародышевой плазме, не означает, что весь дальнейший ход эволюции определяется только ими, так же как тот факт, что саням требуется толчок, чтобы начать их спуск по наклонной плоскости, подразумевал бы, что их быстрый спуск обусловлен только силой толчка, а не в то же время действием силы тяжести. Но аналогия не совсем верна, поскольку процессы внутри зародышевой плазмы, которые обуславливают и направляют вариации, не просто дают им первый толчок; они связаны с каждым дальнейшим шагом на эволюционном пути вида, они толкают его все дальше и дальше, и без этих постоянных импульсов прогрессивное движение прекратилось бы совсем. Мы видели, что по внутренним причинам зародышевый отбор продолжает продвигать изменяющиеся детерминанты дальше по пути, с которого они начали, и, таким образом, придает им кумулятивную силу, и что именно таким образом осуществляется адаптация к условиям жизни. Таким образом, эволюцию признаков вида можно сравнить с ходом саней по ровной снежной поверхности, по которой они могут двигаться в любом направлении, но движутся они только под влиянием импульсов, полученных в результате зародышевого отбора. Условия жизни, к которым различные части должны приспосабливаться, можно рассматривать как отдаленную цель, а процессы в зародышевой плазме, которые вызывают вариации в определенном направлении, можно сравнить с многочисленными человеческими существами, беспорядочно разбросанными по поверхности снега. Если сани получают от одного из них толчок, который, скорее всего, будет направлен в сторону цели, они устремляются к ней и в конечном итоге достигают ее, если человек, толкающий, продолжает толкать в том же направлении. Таким образом, пока кажется, что трансформация соответствующей части зависит только от зародышевого отбора, но мы не должны забывать, что зародышевая плазма

содержит не только одну детерминанту для каждой части тела, но и столько детерминант, сколько существует идентификаторов. Поэтому мы должны увеличить количество наших саней, и теперь очевидно, что те, кто толкает сани, то есть зародышевый отбор, могут подталкивать одни сани к цели, а другие - в противоположном или в любом другом направлении. Если мы предположим, что все сани, повернувшие не в ту сторону, должны достичь опасной местности и в конечном итоге упасть в пропасть, но что из соседнего пункта были отправлены сани для замены всех вышедших из строя, чтобы они, в свою очередь, могли попытаться достичь цели, в конечном итоге произойдет так, что необходимое количество саней прибудет к цели, то есть будет достигнуто новое приспособление.

Пропасти представляют собой устранение менее благоприятных вариационных тенденций, а постоянная замена саней представляет собой смешение свежих идентификаторов посредством амфимиксиса. Если все сани едут не в том направлении, все они терпят неудачу, то есть соответствующая особь устраняется со всеми идентификаторами ее зародышевой плазмы - она полностью исчезает из рядов вида. Но если только часть из них бежит в правильном направлении, необходимо позаботиться о том, чтобы в следующих поколениях, то есть при продолжении гонки на санях, эта часть объединилась с представителями другой группы, которые также бегут в правильном направлении, то есть с половинным числом id из другой зародышевой плазмы при амфимиксисе.

Проследить аналогию дальше невозможно, но, возможно, она может послужить иллюстрацией того, что зародышевый отбор может быть единственной движущей силой в организмах, и все же лишь малая часть его результатов определяется им самим, а гораздо большая часть - внешними условиями. Мы понимаем, как может существовать вариация в определенном направлении, и все же это не то, что создает виды, роды, отряды и классы; это отбор и сочетание вариационных тенденций условиями жизни, которые происходят на каждом шагу. Не было никакой вариационной тенденции, ведущей от наземных млекопитающих к китообразным, но была вариационная тенденция к перемещению ноздрей вверх ко лбу, задних конечностей в сторону уменьшения, легких в сторону удлинения, хвоста в сторону расширения. Но каждая из этих вариационных тенденций всегда была лишь одной из нескольких возможностей, и то, что был выбран конкретный путь, который вел к "цели", было вызвано тем фактом, что другие погрузились в пропасть, к которой вели неправильные пути, то есть они были отсеяны путем отбора. Таким образом, зародышевый отбор предлагает возможность примирения между интерпретациями Нагели и Дарвина, которые кажутся столь прямо противоположными; поскольку первый сводил все к гипотезе внутренней эволюционной силы, второй отвергал это и рассматривал естественный отбор как главный, если не исключительный фактор эволюции. Внутренняя борьба за пищу, которую мы предположили как происходящую в зародышевой плазме, представляет собой внутреннюю силу, хотя и не в смысле Нагели, который думал, что определяющее влияние действует от начала до конца, но все же движущую силу, которая определяет направление вариации индивидуальных детерминант и, следовательно, должна делать то же самое для всей эволюции до определенного момента; ибо только *возможные* вариации детерминант в зародышевой плазме могут быть выбраны, скомбинированы и увеличены естественным отбором, и каждая зародышевая плазма не может быть изменена. порождают всевозможные вариации; содержащиеся в нем детерминанты определяют, что возможно, а что нет, и это является важным ограничением эффективности естественного отбора и в определенной степени также подразумевает направляющую и определяющую силу со стороны внутренней движущей силы, а именно *зародышевого отбора*.

Существенное различие между взглядом Дарвина на трансформацию форм и моим собственным заключается в том факте, что Дарвин понимал естественный отбор как работающий только с вариациями, которые не только сами по себе случайны, но и усиление которых, в свою очередь, зависит исключительно от естественного отбора, в то время как, согласно моему мнению, естественный отбор работает с вариационными тенденциями, которые усиливаются по внутренним причинам и просто накапливаются естественным отбором во все большем количестве *id* в зародышевой плазме посредством отбора особей.

Это влияет на наш взгляд на установление определенного типа настолько, что мои внутриродовые вариационные тенденции не обязательно и не всегда обусловлены случайностью, хотя в большинстве случаев они таковы. Если климатические или любые другие влияния побуждают определенные детерминанты изменяться в определенном направлении, как мы видели, например, в случае с климатическими разновидностями многих чешуекрылых, то соответствующие детерминанты у всех особей должны изменяться в одном направлении, и, таким образом, все особи вида, подверженные одному и тому же влиянию, должны претерпевать одинаковые изменения. Преобразования такого рода в точности выглядят как результат действия "внутренней эволюционной силы", как предполагал Нагели, и единство конкретного типа не будет нарушено ими.

Этого также не произойдет, насколько я могу судить, если трансформация вида зависит исключительно от новых приспособлений и их внутренних последствий, поскольку, если конкретному организму приходится приспосабливаться к особым новым условиям, он обычно способен делать это только *одним* способом, и, таким образом, естественный отбор всегда будет позволять *одним и тем же* подходящим вариационным тенденциям выживать и размножаться, так что единство конкретного типа также не будет постоянно нарушаться таким образом. Чем более выгодными окажутся новые условия жизни и чем разнообразнее способы их использования, тем быстрее будут размножаться виды, первоначально приспособленные к ним, и тем больше их потомки будут вынуждены специально приспособляться к *различным* возможностям использования новой ситуации, и, таким образом, из родительского вида, приспособленного в целом к новым условиям, возникают формы, приспособленные к его более детальным возможностям. Я должен снова сослаться на предыдущий пример китообразных, которые произошли от растительных прибрежных, или речных млекопитающих, и эволюционировали начиная с триасового периода в очень значительное число видовых групп. Все они одинаковы в своей *общей* адаптации, и эти приспособления к условиям жизни водных животных — рыбообразная форма, плавники, особенности органов дыхания и слуха — однажды приобретенные, не были бы и не могли быть утрачены снова; но у каждой из современных групп китов есть своя особая сфера жизни, которую они эффективно используют посредством подчиненных приспособлений. Так, существуют дельфины с их клювообразными челюстями и двумя рядами конических зубов, их активным темпераментом, быстрыми движениями и рыбным рационом; и китообразные киты с их огромным зевом, решетчатым аппаратом из пластин китового уса, рационом из мелких моллюсков и тому подобным. Но каждая из этих групп распалась на виды, и если мы снова рассматриваем принцип приспособления как определяющий и направляющий эволюцию, мы ничуть не приблизимся к доказательству этого предположения в отношении индивидуальных случаев, поскольку мы слишком мало знаем об условиях жизни, чтобы быть в состоянии продемонстрировать, что особенности строения на самом деле являются приспособлениями к ним. Теоретически, однако, довольно легко предположить, что адаптация к определенной сфере жизни была направляющим фактором в их

эволюции, и если это так — как мы уже доказали, что это касается двух главных групп и всего класса в целом, — то гармония структуры должна быть обусловлена исключительно непрерывным отбором наиболее приспособленных. Нам не требуется дополнительных принципиальных объяснений для установления определенного типа.

Таким образом, этот "тип" достигается не каким-либо неопределенным изменением родительской формы во всех направлениях, но в целом он достигается самым прямым и кратчайшим путем. Родительская форма, должно быть, действительно стала до некоторой степени флуктуирующей, поскольку в зародышевой плазме должны были проявиться не только вариационные тенденции, "стремящиеся к цели", но и другие; но постепенно эти другие встречались бы все реже и реже, всегда отсеиваясь заново отбором, пока подавляющее большинство особей не последовало бы по тому же пути эволюции под руководством зародышевого отбора, который продолжает работать в направлении, однажды выбранном. После короткого периода изменчивости, который, конечно, не обязательно должен затрагивать весь организм, но может относиться только к определенным его частям, начнется неуклонный прямой прогресс в направлении "цели", то есть совершенной адаптации, как мы видели в случае с *Planorbis* улиток Штайнгейма.

Однако мы не должны забывать, что естественный отбор действует, по существу, на основе полового размножения, которое с его сокращением *id* и постоянно повторяющимся смешиванием зародышевой плазмы объединяет существующие вариационные тенденции и, таким образом, все более равномерно распределяет их среди особей во всей области обитания. Половое размножение, постоянное смешение особей, отобранных для размножения, является, таким образом, очень эффективным и важным, если не незаменимым фактором в эволюции определенного типа.

Но половое смешение действует не только в случае видовых трансформаций вследствие новых адаптаций; оно действует также и в случае вариаций, обусловленных чисто внутривидовыми причинами. Мы уже видели при обсуждении Изоляции, что изолированные колонии могут приобретать особый характер, несколько отличный от характера родительской формы, потому что в них преобладала некоторая зародышевая вариационная тенденция, которая лишь изредка проявлялась на родине родительской формы и, следовательно, никогда не находила там выражения. На изолированной территории это действительно смешалось бы с остальными существующими зародышевыми вариационными тенденциями, но результат этого смешения был бы иным, и дальнейшее развитие рассматриваемой тенденции, вероятно, не было бы подавлено.

Поэтому нам не нужно удивляться, что конкретные типы встречаются со столь разной степенью определенности. Если вид распространен на обширной объединенной территории спорадически, неравномерно, то частично от взаимной степени изоляции спорадических областей будет зависеть, будут ли отдельные колонии демонстрировать один и тот же специфический тип или будут расходиться друг от друга. Если рассматриваемое животное медленнопередвигается, как улитка, то смешение из соседних спорадических колоний будет происходить намного медленнее, чем в случае с местной птицей, такой как дятел. Несомненно, было бы получено много интересных результатов, если бы многочисленные тщательные исследования географического распределения видов и их местных рас были изучены с особым упором на этот пункт, и много света, несомненно, было бы пролито на эволюцию конкретного

типа. Но было бы абсолютно необходимо тщательно изучить все биологические взаимоотношения соответствующих животных, проследить историю вида, насколько это возможно, и определить период иммиграции, способ и направление распространения и так далее.

Ничто так ясно не показывает огромную продолжительность периода постоянства видов, как широкое распространение одного и того же специфического типа на разбросанных территориях или даже в различных областях, абсолютно изолированных друг от друга. Если, как мы видели, одни и те же дневные бабочки обитают в Альпах и на крайнем Севере, они, должно быть, оставались неизменными со времен ледникового периода, поскольку именно конец этого периода привел их в их нынешние места обитания, и хотя другие дневные бабочки, обитающие сейчас в Альпах, отличаются от своих родственников в арктической зоне (Лапландия, Сибирь и Лабрадор) в каком-то незначительном месте или линии и, следовательно, должны были отличаться друг от друга в течение длительного периода, прошедшего после ледниковой эпохи, они сделали это лишь в минимальной степени, и в признаках, которые, возможно, зависят исключительно от зародышевого отбора и вряд ли могут рассматриваться как адаптации.

Я хотел бы, однако, привести один из немногих известных мне случаев, в котором в изолированном регионе произошло небольшое отклонение от определенного типа, несомненно зависящее от адаптации. Ореховая сойка (*Caryocatactes nucifraga*) обитает не только в наших Альпах и в Шварцвальде, но и в лесах Сибири, и птицы там отличаются от наших небольшими особенностями клюва, который у них длиннее и тоньше, у нас короче и мощнее. Орнитологи связывают это различие с тем фактом, что в этой стране птицы питаются главным образом твердыми орехами лещины, которые они раскалывают клювом, а также желудями, буковой мачтой и, в Альпах, шишками кембры, в то время как в Сибири, где нет лещины, они питаются главным образом семенами сибирского кедра, которые спрятаны глубоко в шишках. Таким образом, мы обнаруживаем, что в Сибири клюв тонкий, а верхняя челюсть выступает шиловидно за нижнюю примерно на 2,5 мм и, вероятно, служит главным образом для выковыривания кедровых орехов из-за чешуек-шишек. В Альпах птицы (*var. pachyrhynchus*) своим толстым, твердым клювом раскалывают всю шишку чембровой сосны, а в Верхнем Энгадине, где в изобилии водится ореховая сойка, я часто видел землю под чембрами, покрытую обломками ее трапезы. В дополнение к этим различиям между двумя расами, альпийская форма более крепкого телосложения, сибирская форма изящнее; у первой белая оконечная полоса на хвосте узкая (около 18 мм), у сибирской формы она шире (около 27 мм).

Такие случаи вариации отдельных частей в различных областях кажутся мне очень важными теоретически, потому что они дают нам ответ на точку зрения, которая представляет вид как "жизненный кристалл", который должен быть таким, какой он есть, или не быть вообще, и который, следовательно, не может изменяться в отношении своих отдельных частей. Случай с чокнутой сойкой интересен еще и тем, что это один из немногих, в котором мы находим новую адаптацию одного персонажа без изменений большинства других персонажей.

Только в существенно ином смысле мы можем сравнивать вид, как и любую другую жизненную единицу, с кристаллом, поскольку его части гармонично связаны друг с другом или, как я выразился много лет назад, находятся в состоянии равновесия, которое должно быть достигнуто посредством внутреннего отбора. Эта аналогия, однако, применима только к фактической подгонке частей к целому, а не к их случайной подгонке. Разновидности - это

изменчивые кристаллы; постоянство разновидности во всех ее частях следует рассматривать как нечто весьма относительное, которое может изменяться в любое время и которое обязательно будет изменяться в какой-то момент в течение длительного периода. Но чем дольше сохраняется адаптация вида к новым условиям, тем более постоянной, *при прочих* условиях, и тем медленнее она будет изменяться, и это по двум причинам: во-первых, потому что детерминанты, изменяющиеся в подходящем направлении, подвергаются все более строгому отбору, все более точной адаптации и, таким образом, становятся все более похожими друг на друга; и, во-вторых, потому что, согласно нашей теории, гомологичные детерминанты всех *id* не изменяются в требуемом направлении, и часть неизменных предковых *id* всегда сохраняется в ходе эволюции. филогенеза, и лишь постепенно отодвигается в сторону из-за вероятности сокращения деления. Но чем полнее эти неизменные идентификаторы будут удалены из зародышевой плазмы, тем меньше вероятность того, что они найдут выражение в реверсиях или примесях новых специфических признаков. Я могу вспомнить возвращение различных пород голубей к скальному голубю, белых видов *дурмана* к голубой форме и трехпалой лошади Юлия Цезаря, похожей на *гиппариона*, и так далее. Неизменные наследственные идентификаторы, которые в этих случаях находят лишь совершенно исключительное выражение, будут вызывать колебания нового "специфического признака", пока они содержатся в зародышевой плазме в значительных количествах, но они должны становиться все более и более редкими в зародышевой плазме по мере того, как последующие поколения пропускаются через сито естественного отбора, и чем чаще эти зародышевые плазмы, которым шансы на снижение деления и амфимиксис приписали большинство старых детерминант, изгоняются из рядов вида личным отбором. . Чем чаще это происходило у вида, тем реже это будет повторяться, и тем более постоянным, *при прочих* равных условиях, станет "тип" вида.

Если мы добавим к этой идее тот факт, что адаптация происходит очень медленно, и что каждая вариация зародышевой плазмы в соответствующем направлении успевает распространиться среди бесчисленного множества особей, мы получим некоторое представление о том, каким образом новые адаптации постепенно приводят к эволюции все более и более четко очерченного специфического типа.

Однако до сих пор мы объясняли только морфологический аспект проблемы природы видов, но есть и физиологическая сторона, и долгое время это играло важную роль в определении концепции видов. До времен Дарвина считалось несомненным, что виды не смешиваются в естественном состоянии и что, хотя в редких случаях их можно было скрещивать, потомство было бы бесплодным.

Хотя теперь мы знаем, что эти утверждения верны лишь относительно и что, в частности, существует множество высших растений, которые дают совершенно фертильные гибриды, тем не менее поразительным явлением является то, что среди высших животных, млекопитающих и птиц действует старый закон, и гибриды между двумя видами очень редко бывают фертильными. Два продукта скрещивания лошади и осла, мула и кролика, никогда не бывают фертильными *сами по себе* очень редко с представителем родительского стада.

Поэтому мы должны спросить, в чем причина этой взаимной стерильности видов; является ли это необходимым результатом морфологических различий между видами, или только случайным дополнительным явлением, или, возможно, абсолютно необходимым предварительным условием для установления вида.

Последней точки зрения придерживался Романес. Он считал, что вид может разделиться надвое только тогда, когда он разделен на изолированные группы географически или физиологически, то есть когда внутри вида в той или иной форме устанавливается половая сегрегация, так что все особи больше не могут спариваться друг с другом, но возникают группы, которые взаимно стерильны. Он утверждал, что только впоследствии эти группы начинают отличаться друг от друга по структуре. Этому гипотетическому процессу он дал название "физиологический отбор". Эта точка зрения основана — как мне кажется - на недооценке силы естественного отбора. Романес считал, что, когда вид начинает разделяться, даже адаптивные вариации всегда снова исчезают из-за постоянного скрещивания, и что только географическая изоляция или сексуальное отчуждение, то есть физиологический отбор, смогут предотвратить это. Но даже тот факт, что существуют диморфные и полиморфные виды, в достаточной степени доказывает, что адаптация к двум или даже нескольким наборам условий может происходить на одной и той же территории. У многих муравьев мы находим много видов особей — две половые формы, рабочих и солдат, и эти последние, несомненно, отличаются адаптивными признаками, которые следует отнести к отбору. То же самое можно сказать и о гусеницах, окраска которых адаптируется к окружающей среде двумя различными способами. Если особи одного и того же вида могут быть разделены на две или более различных форм и комбинаций приспособлений, в то время как они непрерывно смешиваются друг с другом, естественный отбор, несомненно, должен быть способен, несмотря на постоянное смешение дивергентных типов, различать их и резко отделять друг от друга. Тогда несомненно, что вид может не только демонстрировать равномерную изменчивость в одной области, но также может разделиться на две без помощи физиологического отбора. Теоретически бесспорно, что из двух разновидностей, которые обе одинаково хорошо подходят для борьбы за существование, смешанная форма, возникшая в результате скрещивания, может оказаться неспособной выжить. Вспомним, например, гусениц, некоторые особи которых зеленые, а некоторые коричневые, и предположим, что коричневый цвет является такой же эффективной защитой, как и зеленый, тогда обе формы встречались бы с одинаковой частотой; но хотя иногда могла появиться смешанная гибридная форма, которая не была приспособлена ни к зеленым листьям, ни к коричневым, она всегда была бы уничтожена. Это произошло бы потому, что сами бабочки похожи, независимо от того, происходят ли они от зеленых гусениц или от коричневых, и, таким образом, по крайней мере на первых порах, все половые комбинации были бы одинаково вероятны.

Поэтому я не верю в "физиологический отбор" в смысле Романеса как в необходимое предварительное условие разделения видов, но это другой вопрос, не была ли взаимная стерильность, столь часто наблюдаемая между видами, наоборот, вызвана естественным отбором, чтобы облегчить разделение зарождающихся видов. Ибо не может быть никаких сомнений в том, что процесс разделения двух новых форм или даже отделения одной новой формы от старой был бы существенно облегчен, если бы сексуальная антипатия или сниженная фертильность при скрещивании могли быть установлены одновременно с другими вариациями. Это было бы полезно, поскольку чистые и четко определенные вариации были бы лучше приспособлены к условиям своей жизни, чем гибриды, и становились бы все более приспособленными в ходе поколений. Но как только это становится полезным, это должно произойти на самом деле, если это вообще возможно. Однако, как мы говорили ранее, может случиться так, что две дивергентные формы зависят просто от количественных вариаций уже существующих признаков; сексуальное влечение, зависит ли оно от очень тонких химических

веществ, или от запахов, или от неизвестных нам взаимодействующих напряжений, всегда будет колебаться вверх и вниз, и плюс-минус детерминанты, которые лежат в основе этих неизвестных признаков в зародышевой плазме, должны постоянно проявляться и формировать отправную точку для процессов отбора зародышевого и личностного характера, которые могут привести к сексуальной антипатии и взаимной стерильности между разновидностями. Поэтому я считаю идею Романеса правильной в том смысле, что разделение между видами во многих случаях сопровождается растущей сексуальной антипатией и взаимной стерильностью. В то время как Романес предполагал, что "естественный отбор ни в коем случае не мог быть причиной" бесплодия, я полагаю, напротив, что оно могло быть вызвано только естественным отбором; оно возникает просто, как и все адаптации, путем личного отбора на основе зародышевого отбора, и это не предварительное условие разделения видов, а приспособление с целью проведения как можно более чистого разделения. Очевидно, что преимуществом для обеих расходящихся тенденций вариации является то, что они должны как можно меньше переплетаться. Это подтверждается тем фактом, что далеко не все заметные различия видов сопровождаются половым отчуждением и что взаимное бесплодие, столь часто наблюдаемое, не является неизбежным сопровождением различий в остальных частях организма.

То, что это не так, очень ясно доказано нашими домашними животными. Различия в строении между различными породами голубей и домашней птицы очень велики, и породы собак также очень заметно отличаются друг от друга, особенно по форме и размеру тела. Тем не менее, все они плодовиты друг с другом и дают плодовитое потомство. Но они являются продуктами искусственного отбора человеком, и он не заинтересован в том, чтобы делать их взаимно стерильными, так что они были отобраны не с целью сексуального отчуждения, а по отношению к другим признакам. Разделение видов животных на несколько подвидов на одной территории, вероятно, обычно сопровождается сексуальной антипатией, поскольку в данном случае это было бы полезно, хотя и не обязательно. Но дело обстоит иначе в случае преобразования колонии в географически изолированном регионе. "Амиктические" формы, такие как *Ванесса ихнуса* с Корсики, вряд ли могут быть сексуально отчуждены от родительской формы; здесь мы имеем дело только с преобладанием случайной и биологически бесполезной вариации и последующим возведением ее в ранг разновидности. Новая форма была не адаптацией, а всего лишь вариацией, и поскольку от нее не было никакой пользы, она была не в состоянии инициировать какой-либо процесс отбора, благоприятствующий ее развитию.

Но даже адаптивные преобразования в изолированных регионах, из которых исключены родительские виды, вряд ли приведут к быстрому развитию какой-либо сексуальной антипатии по отношению к родительскому стаду, и я не удивлюсь, если эксперименты покажут, что существует совершенная взаимная фертильность, например, между многими видами *ахатинелл* на Сандвичевых островах или *Нанины* на Целебесе, или между видами дроздов на разных островах Галапагосского архипелага, или между ними и предковыми видами на соседнем континенте, если этот вид все еще существует. Ибо не было никаких причин, по которым сексуальная антипатия к родительской форме должна была развиться в какой-либо из этих адаптационных форм, возникших изолированно, и поэтому она, вероятно, не развилась.

То, что наш взгляд на взаимную стерильность между видами как приспособление к пользе точного видового ограничения, является правильным, подтверждается не только нашими одомашненными расами, но еще более ясно растениями, в отношении которых особенно ясно, что половые отношения между двумя видами носят адаптационный характер. Мы уже видели,

каким поразительным образом чувствительность рыльца цветка регулируется по отношению к пыльце одного и того же растения, что некоторые виды вообще не поддаются оплодотворению собственной пыльцой, что другие дают очень мало семян при самооплодотворении, а третьи, опять же, довольно плодовиты — в той же степени, что и пыльцой другого растения того же вида. Мы рассматривали эти градации сексуальной чувствительности как адаптацию к совершенно или лишь умеренно гарантированным посещениям насекомых или к их полному отсутствию. Я хочу привести эти случаи, а также гетеростилизм некоторых цветов в качестве доказательства в поддержку концепции взаимной стерильности видов, которую я только что изложил. Но это только вскользь. Пункт, на который я главным образом хочу обратить внимание, — это взаимная плодовитость многих видов растений. Как у низших, так и у высших растений в естественных условиях нередко возникают фертильные гибриды, а культурные гибриды, такие как новый *Medicago media*, форма, полученная путем скрещивания двух видов клевера, могут продолжать размножаться с себе подобными в течение значительного времени. Ряд фанерогамов дают фертильные гибриды, а у орхидей даже виды разных родов были скрещены и дали потомство, которое в некоторых случаях было успешно скрещено с представителями третьего рода.

Если эти факты что-то и доказывают, так это то, что факторы, определяющие взаимную стерильность видов, совершенно отличны от их морфологических различий, другими словами, от диагностических признаков конкретного типа. Долгое время вердикт по этому поводу слишком уж основывался на наблюдениях, сделанных на животных, у которых взаимная стерильность возникает относительно легко, даже там, где этого не предполагалось (*сидеть вениа вербо!*). Даже спаривание, но еще больше период зрелости, соотношение зрелости яйцеклетки и сперматозоида и даже мельчайшие детали в структуре сперматозоида, скорлупы яйцеклетки, оболочки и т.д., должны быть приняты во внимание, и это может привести к взаимной или, как показал Борн, односторонней стерильности. Благодаря исследованиям Страсбургера мы знаем, что очень многие фанерогамы при искусственном опылении широко разделенными видами разных родов и семейств, по крайней мере, позволяют пыльцевой трубке проникать вплоть до семяпочки, и что во многих случаях действительно происходит амфимиксис. Отсюда следует, что мы не должны придавать слишком большого значения взаимной стерильности, которая почти без исключения встречается среди высших животных, но должны с большей уверенностью обратиться к растениям.

Среди растений очень широко распространена взаимная плодовитость между видами. Я сомневаюсь, однако, что наблюдения по этому поводу достаточны для того, чтобы сделать какой-либо определенный вывод относительно важности этих явлений в образовании видов. По крайней мере, нелегко понять, почему взаимная стерильность многих видов растений не должна была быть необходимой или полезной при разделении видов и почему поэтому она не была эволюционирована. Мы можем указать на тот факт, что животные могут перемещаться с места на место как на главную причину, и этот фактор, несомненно, играет определенную роль, но широко распространенное скрещивание растений насекомыми в некоторой степени компенсирует их неспособность перемещаться с места на место в том, что касается полового смешения. Я не знаю, принадлежат ли виды орхидей, которые фертильны друг с другом, к разным странам, так что мы можем предположить, что они возникли изолированно, или фертильные орхидеи из одной и той же местности оплодотворяются разными насекомыми и, таким образом, сексуально изолированы. Это и многое другое необходимо принимать во внимание. Вероятно, эти взаимосвязи еще не были должным образом исследованы; вероятно,

то, что известно некоторым экспертам, еще не стало доступно всем. Будущие исследования должны пролить больше света на эту проблему.

В любом случае, однако, из частоты взаимной фертильности среди растений мы можем видеть, что взаимная стерильность не является *непременным* условием разделения видов, и мы должны остерегаться придавать этому слишком большое значение даже среди животных. Зародышевый отбор - это процесс, который не только составляет основу всякого индивидуального отбора, но и способен сам по себе, без обычной помощи полового смешения, дать начало новому специфическому типу. И мы не можем с какой-либо уверенностью оспаривать тот факт, что даже без амфигонии определенная степень индивидуального отбора может происходить не только на основе благоприятных вариационных отклонений, происходящих в зародышевой плазме. Пока было бы преждевременно высказывать какие-либо определенные взгляды на этот счет, но разнообразные случаи чисто бесполого или партеногенетического размножения в группах растений, богатых видами, делают эту гипотезу вероятной.

Наиболее замечательный пример этого, вероятно, можно найти в лишайниках, симбиотическую природу которых мы уже обсуждали, у которых — по крайней мере, сейчас — ни Гриб, ни связанные с ним Водоросли, как известно, не проявляют полового размножения. Если это действительно так, то существование многочисленных и хорошо заметных видов лишайников приводит нас к только что высказанной гипотезе, и мы должны предположить, что единство конкретного типа достигается в этом случае исключительно постоянным отсевом полезных от бесполезных вариаций детерминант и чисто зародышевым усилением сохранившихся вариационных тенденций.

Конечно, возможно, что взаимная адаптация Водорослей и Грибов в эволюции видов лишайников произошла очень давно, в то время, когда еще существовало половое размножение, по крайней мере, у одного из ассоциированных организмов - Гриба. Аскомицеты, к которым относится большинство лишайников, в настоящее время обычно не проявляют процесса амфимиксиса, как я уже отмечал; но, возможно, все еще возможно решить, должны ли они проявлять его или, по крайней мере, могли бы проявлять на более ранней стадии своей эволюции. Поскольку группа таллофитов очень древняя, не исключено, что современные виды лишайников существовали очень давно и что они возникли в далеком прошлом при содействии амфимиксиса.

Также не нужно возражать против предположения, что было обнаружено возможное *образование новых лишайников* путем объединения грибов и водорослей, которые ранее не были связаны друг с другом; поскольку, во-первых, и те, и другие уже были приспособлены к партнерству с другими видами, и, более того, до сих пор никому не удавалось выращивать эти искусственные лишайники в течение какого-либо периода времени, а тем более наблюдать, как они эволюционируют в специфические формы, устойчивые в естественных условиях.

Но если это предположение окажется не только невероятным, но и фактически ошибочным, тогда существование лишайников стало бы ясным доказательством того, что "тип" вида существенно зависит не от постоянного смешения особей, а от процесса, который мы можем лучше всего обозначить как *единообразие адаптации*. Мы должны просто предположить, что при сходных внешних воздействиях сходные вариационные тенденции были запущены зародышевым отбором у всех особей двух родительских видов лишайника и запущены

зародышевым отбором, подобно тому как более теплый климат приводит к появлению черной разновидности у бабочки *Polyommatus phlæas*, потому что сходные детерминанты зародышевой плазмы всех особей были вынуждены изменяться одинаковым образом и в одном направлении. Затем это привело бы к появлению вполне определенных вариаций, и поскольку могли бы выжить только подходящие вариационные тенденции, возникли бы примитивные, хотя и никогда не усложнявшиеся приспособления. Но мы не можем предполагать, что лишайники не приспособлены к условиям своей жизни так же, как и все другие организмы. Мы не можем судить, в какой степени даже их форму следует рассматривать как адаптацию, нельзя ли рассматривать образование покрывающих наростов, древовидных форм, чашевидных или кустарниковых лишайников как адаптацию к полному использованию условий их жизни - но даже если это не так, формирование соредий остается несомненной адаптацией к симбиозу тех лишайников, которые их демонстрируют. Лишайники не могут зависеть от прямого воздействия условий жизни, поскольку они являются репродуктивными органами, которые не существовали до появления лишайников и возникли только для облегчения их распространения.

Таким образом, в наших теориях относительно превращений организмов все еще остается много сомнительного, и многое еще предстоит сделать. Но даже если мы можем сомневаться в том, могла ли произойти адаптация у многоклеточных организмов без амфигонии, мы можем быть совершенно уверены в обратном, то есть в том, что конкретный тип может быть изменен по каждому индивидуальному признаку естественным отбором на основе амфигонии, даже в отношении невидимых признаков, которые проявляются только в измененные периоды роста. Даже когда нет никакой изоляции и взаимной стерильности и когда подвижный вид равномерно распределен по большой территории, может произойти разделение на расы по одному конкретному признаку, *просто в результате адаптации* к пространственно различным климатическим условиям населяемой территории.

В начале этих лекций мы обсуждали двойное защитное значение окраски "изменчивого зайца" (*Lepus variabilis*), который распространен в арктической зоне Старого и Нового Света, а также встречается в высокогорных районах Альп. Везде, где наблюдается резкий контраст между зимой и летом, изменчивый заяц демонстрирует один и тот же специфический тип, будучи коричневым летом и белым зимой, но в отношении самого этого характера изменения окраски он в некоторой степени формирует расы, поскольку он остается белым дольше или короче в зависимости от продолжительности зимы — в Гренландии в течение целых двенадцати месяцев в году, в Северной Норвегии только в течение восьми или девяти месяцев, в Альпах в течение шести или семи месяцев, но на юге Швеции и в Ирландии его вообще нет. Зимой он остается коричневым, как наш обыкновенный заяц (*Lepus timidus*). Это не вопрос прямого воздействия холода; если бы это было так, то этот вид стал бы белым и в Южной Швеции, поскольку там нет недостатка в сильных холодах, но земля не так постоянно покрыта снегом, и поэтому белая окраска зайца была бы так же часто, возможно, чаще, угрозой, чем защитой, и, следовательно, более примитивная двойная окраска была устранена естественным отбором. Изменение окраски, таким образом, закрепляется наследственно, о чем свидетельствует тот факт, что альпийский заяц, если его поймать и содержать в нижележащих долинах, в обычное время надевает белое платье, чего обычный заяц никогда не делает.

Как в Южной Швеции зимняя окраска была полностью устранена, так и, наоборот, оттуда до арктической зоны летняя окраска все больше и больше вытеснялась, а на Самом Крайнем Севере она полностью исчезла из признаков вида. Таким образом, мы видим, что везде, где обитает этот вид, двойная окраска регулируется в зависимости от продолжительности зимнего периода в точном соответствии с внешними условиями. Существует чисто белая, чисто коричневая и меняющая цвет раса, и последняя подразделяется на две— одна носит зимнюю одежду шесть, другая - восемь месяцев. Вероятно, их можно было бы разделить еще больше, если бы различные регионы Скандинавского полуострова были исследованы по отдельности с юга на север. То, что продолжительность зимнего наряда уходит корнями в зародышевую плазму и не зависит исключительно от более раннего или более позднего периода наступления холодов, подтверждается двумя крайними формами, белой и бурой *леpus вариабилис*, а также поведением животных в неволе. Известный случай с леммингом Росса, который оставался коричневым в теплой хижине, а затем внезапно стал белым, когда подвергся воздействию зимнего холода, только показывает, что холод действует как освобождающий стимул. Подготовительные изменения в оболочке уже присутствуют, и стимул холода быстро приводит их к кульминации. Следовательно, здесь необходимые вариации соответствующих зародышевых частей должны были постоянно представать для отбора, что достаточно понятно, поскольку речь идет просто о плюс- или минус-вариациях. Тот факт, что шестимесячная одежда может быть преобразована в восьмимесячную, должен иметь свою причину в каких-то мельчайших биологических единицах зародышевой плазмы; детерминанты меха должны быть способны изменяться таким образом, что результатом является более длительный или более короткий срок службы зимней шерсти. Возможность всего разнообразия зависит от постоянных колебаний всех детерминант, то в сторону плюса, то в сторону минуса, а необходимость и неизбежность каждой адаптации к продолжительности зимы заключается в непрерывном личном отборе — неумолимом предпочтении более приспособленных.

ЛЕКЦИЯ XXXV

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ВЫМИРАНИЕ ВИДОВ

Адаптация не зависит от случайности—Случай глазков—Мимикрия листьев—Все стойкие изменения зависят в конечном итоге от отбора—Взаимная стерильность без особого значения—Относительная изоляция (*Изменчивый лепус*)—Влияние гибридизации—Упадок видов—Различия в продолжительности упадка—Естественная гибель особей—Вымирание из-за чрезмерной изменчивости (Эмери)?—*Machairodus* в интерпретации Брандеса—Низшие виды, более способные к адаптации, чем высшие—Нелетающие птицы—Нарушение островной фауны и флоры культивированием—Крупная дичь Центральной Европы.

У полярного зайца мы имеем случай, когда приспособления к условиям жизни как во времени, так и в пространстве распознаются как следствие определенных причин и, следовательно, как необходимость; но то же самое должно быть верно повсюду, даже в отношении самых сложных приспособлений, которые, по-видимому, полностью зависят от случая; везде адаптация

является результатом необходимости — если это вообще возможно при данной организации вида — так же несомненно, как адаптация одежды зайца зависит от продолжительности зимы, и фактически не менее определено, чем синий цвет крахмала от добавления йода. Наиболее тонкая адаптация глаза позвоночных к задаче, поставленной перед ним жизнью в различных группах, была постепенно достигнута как необходимый результат определенных причин, точно так же, как сложные защитные отметины и окраска на крыле *Каллимы* и других бабочек, имитирующих листья.

То, что адаптацию можно рассматривать как механически обусловленную, связано с тем фактом, что в каждом процессе адаптации гарантируется одинаковое направление вариации соответствующих детерминант, поскольку личный отбор устраняет те, которые изменяются в неправильном направлении, так что выживают только те, которые изменяются в подходящем направлении, и они затем продолжают изменяться в том же направлении. Но величайшее различие между нашей концепцией естественного отбора и концепцией Дарвина заключается в том, что Дарвин рассматривал его вмешательство как зависящее от случая, в то время как мы считаем его необходимым и обусловленным колебаниями детерминант внутри зародыша вверх и вниз. Соответствующие вариационные тенденции не только *могут* проявляться, они *должны* это делать, если зародышевая плазма вообще содержит детерминанты, при колебаниях которых в положительном или отрицательном направлении достигается соответствующая вариация.

То, что у лошади должны вырасти крылья, выходит за пределы возможностей вариации у лошадей — нет детерминант, которые могли бы представлять вариации, направленные к этой цели; но то, что у любого многоклеточного животного, живущего на свету, должны развиться глаза, находится в пределах вариационных возможностей его детерминант эктодермы, и на самом деле почти все такие животные действительно обладают глазами, причем глазами, функциональная способность которых может быть увеличена в любом направлении и которые могут адаптироваться и модифицироваться любым способом в соответствии с требованиями конкретного случая. Как только появились определяющие факторы самого примитивного глаза, они сформировали фундаментальный материал, с помощью плюсовых или минусовых вариаций которого можно было бы создать все удивительные структуры глаза, которые мы находим у различных групп многоклеточных, от простого пятна, чувствительного к свету, до смутного восприятия движущегося тела, а от этого снова до отчетливого распознавания четкого изображения, которое мы видим в наших собственных глазах. И какие замечательные особые приспособления глаза к зрению вблизи и вдаль, к видению в сумерках и ночью или в огромных океанских глубинах, к распознаванию простого движения или фокусировке четкого изображения были внедрены в ходе этой эволюции!

Все подобные приспособления возможны, потому что они могут происходить от вариаций существующих детерминант; и точно так же на каждой стадии эволюции организмов глаза могут снова дегенерировать, независимо от того, находились ли они высоко или низко в шкале градаций этого, возможно, самого тонкого из всех наших органов чувств. Как только какой-либо вид постоянно мигрировал со света в совершенную темноту, его глаза начинали вырождаться. Мы знаем слепых плоских червей, слепых водяных блох и равноногих, а также слепых насекомых и высших ракообразных и даже слепых рыб и амфибий, глаза которых в настоящее

время находятся на совершенно разных уровнях дегенерации, как недавно показал Эйгенманн в отношении нескольких видов обитающих в пещерах саламандр штата Огайо. Во всех этих случаях необходимо только, чтобы определяющие факторы глаза продолжали изменяться в отрицательном направлении, и исчезновение глаза должно происходить постепенно.

Мы должны представлять себе восходящее развитие совершенно аналогичным образом. Лесные бабочки Тропиков, возможно, не у всех была бы нижняя поверхность, окрашенная как лист, если бы защитный рисунок зависел исключительно от вероятности появления полезной вариации. Это всегда проявлялось через колебания определяющих факторов, и, таким образом, соответствующие окраски не просто могли развиваться, но и по необходимости делали это в постепенно возрастающем совершенстве. Если бы случай сыграл какую-либо роль в этом деле, было бы совершенно непонятно, почему защитная окраска должна проявляться только там, где она действует как защита, и почему, например, она не должна иногда появляться на верхней поверхности крыла бабочки или на задних крыльях, которые прикрыты, когда бабочка находится в состоянии покоя. Мы уже подробно изучили точность, с которой окраска локализуется на мельчайших точках и углах крыла: это можно понять только в том случае, если естественный отбор работает с уверенностью совершенного механизма. Случайность имеет значение лишь постольку, поскольку от случая зависит, изменятся ли релевантные детерминанты в том или ином *id* в сторону плюса или минуса; но поскольку зародышевая плазма содержит много *id*, и случайность может решить это по-разному в каждом из них, наличие большинства детерминант, изменяющихся в желательном направлении, не зависит от случая, поскольку, если они не содержатся в одном индивидууме, они есть в другом. Необходимо только, чтобы они присутствовали в некоторых из них и чтобы они были отобраны для воспроизведения.

Следовательно, мы должны рассматривать естественный отбор, то есть *личный отбор*, как механический процесс развития, который начинается с той же определенности и движется "по прямой" к своей "цели", точно так же, как можно предположить, что это делает любой принцип развития. По сути, это, в конце концов, чисто внутренняя сила, которая дает начало эволюции, способность мельчайших жизненных единиц изменяться под меняющимися влияниями, и только руководство эволюцией по определенным путям по существу оставлено на усмотрение личного отбора, который объединяет то, что полезно, и таким образом определяет направление дальнейшей эволюции. Если мы примем во внимание, что даже мельчайшие вариации биофоров и детерминант выражают не что иное, как реакции на изменившиеся внешние условия в направлении адаптации, и что то же самое верно для каждой из высших категорий жизненных единиц, независимо от того, называются ли они клетками, тканями, органами, человеком или клубнелуковицей, мы увидим, что вся эволюция форм жизни на земле зависит от адаптаций, следующих друг за другом в непрерывной последовательности и вписывающихся друг в друга самым сложным образом. Вся эволюция становится возможной благодаря способности живых единиц всех степеней изменчивости, а также вызывается и направляется непрерывными изменениями внешних воздействий. Много лет назад я говорил, что все в органической эволюции зависит от отбора, поскольку каждое длительное изменение в жизненной единице означает адаптацию к изменившимся внешним воздействиям и подразумевает предпочтение тех частей соответствующей единицы, которые, таким образом, более приспособлены.

В этом смысле мы можем также сказать, что вид представляет собой комплекс адаптаций, поскольку мы видели, что он зависит от взаимодействия различных степеней избирательных процессов, что во многих случаях он вызывается исключительно зародышевым отбором, но что во многих случаях главную роль играет личный отбор, будь то в возникновении сексуальной адаптации или адаптации к условиям существования.

Когда мы, таким образом, признаем, что возникновение вариации в определенном направлении столь же неизбежно, когда она вызывается косвенным влиянием условий, то есть необходимостью новой адаптации, как и когда она вызывается в зародышевой плазме прямыми причинами, такими как климат, мы не будем склонны слишком высоко оценивать роль взаимной стерильности в происхождении видов. Мы, скорее, будем склонны приписать ему роль на более поздней стадии, после того как произойдет разделение форм, и эта точка зрения подтверждается фактом взаимной стерильности большинства близкородственных видов и теоретическим соображением, что частота гибридов, даже если они всегда устраняются в борьбе за существование, должна означать потерю для обоих родительских видов. Но ни на одном из этих аргументов нельзя сделать определенного вывода - ни на теоретическом, потому что и здесь мы не в состоянии оценить масштабы этой потери; ни на фактическом, потому что результаты экспериментов по скрещиванию животных обычно переоценивались, поскольку мы склонны рассматривать наиболее близкородственных животных, имеющих в нашем распоряжении, как очень близкородственных. Так, например, лошадь и осел, лошадь и зебра, несомненно, справедливо отнесены к одному роду, но тот факт, что в Африке обитает несколько видов зебр, дает нам представление о количестве переходных стадий, которые, возможно, существовали между лошадью и зеброй. Энтомологи иногда выводили гибриды между наиболее близкородственными местными видами бражника рода *Smerinthus* - гибриды *Smerinthus ocellata*, глазчатого бражника, и *Smerinthus populi*, тополиного бражника. Я сам проводил много экспериментов такого рода, и мне часто удавалось заставить эти два вида спариваться и даже откладывать яйца, но я никогда не видел, чтобы из них появлялась гусеница. Однако гибриды действительно встречаются, и они неоднократно были получены компанией Standfuss. По внешнему виду они занимают промежуточное положение между родительскими формами, но с заметными расхождениями, так, например, красивый голубой глазок на заднем крыле у *S. ocellata* (рис. 5, том i, стр. 69), возможно, почти исчез или только обозначен. Они стерильны. Но мы знаем три вида *Smerinthus* в Северной Америке, которые все гораздо ближе к *S. ocellata*, чем к *S. populi*, поскольку все они обладают упомянутым глазным пятном, хотя оно развито менее хорошо. Доказательство того, что наиболее близкородственные виды не дают фертильного потомства, следует искать путем скрещивания *Smerinthus ocellata* с одним из этих американских видов, если мы хотим, чтобы это имело какое-либо решающее значение.

Эксперименты такого же рода были проведены Стэндфуссом с различными видами местных *сатурний*, и они показали не только то, что скрещивание возможно, но и то, что гибриды, в свою очередь, фертильны. Эти результаты следует ценить тем выше, что хорошо известно, что чешуекрылые и даже обычно плодовые шелкопряды с трудом размножаются в неволе, даже в пределах одного и того же вида. У *Saturnia pyri*, *spini* и *carpini* мы имеем три хорошо выраженных отдельных вида, не имеющих промежуточных форм в природе и с совершенно разной окраской гусениц. То, что они должны были быть успешно объединены в тройной гибрид, доказывает, по крайней мере, что сексуальное отчуждение в данном случае не могло далеко продвинуться.

Однако мы должны остерегаться придавать слишком большое значение постоянному взаимному скрещиванию, которое происходит у видов, обитающих на смежной территории, и считать его влияние непреодолимым. Несомненно, она должна далеко продвинуться в обеспечении однородности особей, но она не только неспособна достичь этого, но и не может успешно противостоять более сильным влияниям, способствующим вариации, которые могут быть оказаны на часть ареала вида. Мы уже видели, что совершенно ошибочно предполагать, что каждое новое приспособление должно снова упускаться из виду из-за постоянного скрещивания с другими представителями вида на той же территории. При прочих равных условиях это полностью зависит от важности рассматриваемой адаптации. Точно так же, как климатические влияния могут быть настолько сильными, что они полностью преодолевают влияние скрещивания и дают начало местной расе, несмотря на несовершенную географическую изоляцию, то же самое может произойти и в случае адаптации. Вполне возможно, что полярный заяц Скандинавии мог развить целую серию рас, каждая из которых приспособлена к продолжительности снежного покрова в своем географическом ареале, хотя с течением времени часто должны происходить скрещивания этих быстроногих животных, даже если речь идет о формах из широко разделенных областей, и хотя весь регион постоянно населен этими видами, так что "смешение" зайцев всех регионов с юга на север и наоборот может иметь место и действительно должно происходить постоянно, хотя, конечно, очень медленно.

Именно эта крайняя медлительность, с которой происходит смешение расовых признаков, представляется мне существенной для возникновения местных или, как в данном случае, региональных рас. Нетрудно рассчитать скорость "распространения крови", если предположить, что условия для быстрого распространения настолько благоприятны, насколько это возможно. Давайте предположим, что это происходит вдоль определенной линии — в данном случае с юга на север — и что численный состав вида остается постоянным, каждая пара зайцев дает пару выживших потомков, которые достигают размножения. Предположим, что один из этих зайцев перемещает свое жилище на север в пределах своего ареала, то есть на то расстояние, на которое заяц привык удаляться от своей головы, и что он спаривается с одним из потомков на следующем участке.

Предположим далее, что протяженность этого участка составляет десять километров и что смена четвертей происходит один раз в год, тогда кровь южнскандинавского зайца распространилась бы на десять километров дальше на север за десять лет, а за сто лет - на 100 километров; однако она не была бы совершенно чистой, а смешанной и разбавленной скрещиванием с сотней самок разных индивидуальных кровей, то есть разбавленной от 2 до 100-й степени, то есть менее чем на миллионную долю. Таким образом, даже при этих слишком благоприятных предположениях влияние района обитания зайцев на расстоянии 100 километров было бы фактически *нулевым* для жителей региона, который находился в процессе новой адаптации. То, что предположения слишком благоприятны, совершенно очевидно, поскольку маловероятно, что каждый выживший заяц переедет в другое место жительства, и, вероятно, большинство останется в старых помещениях и найдет там себе пару. Следовательно, кровосмешение происходило бы гораздо реже, возможно, только раз в десять лет, и кочующие потомки второго поколения могли бы переместиться на юг и таким образом нейтрализовать предыдущее кровосмешение, и так далее. Но давайте придерживаться наших благоприятных предположений и попытаемся определить, насколько сильным было бы ассимилирующее влияние кровосмешения с юга на север в точке А. Кровь ближайшего участка, разбавленная до

половины, будет воздействовать на жителей *A* один раз в год; на втором участке кровь будет давать только четверть крепости, на третьем - $1/8$, на четвертом - $1/16$, а кровь десятого будет разбавлена до $1/1024$. Область *B*, простирающаяся более чем на двадцать таких участков, или на 200 километров, таким образом, приютила бы в себе популяцию зайцев, из которых центр подвергался бы только влиянию периферии в исчезающих пропорциях. Если бы зима была одинаковой продолжительности на всей территории *B*, все жители были бы склонны менять период ношения зимней одежды в соответствии с продолжительностью зимы, и центр региона был бы менее подвержен этому процессу, потому что более периферийные районы также были бы приближены к той же адаптации. Но поскольку даже примесь $1/32$ чужой крови не могла оказать препятствующего влияния на вариацию, оставалась бы область размером $2 \times 5 = 10$ участков, на которых влияние неизменяющихся областей было бы безрезультатным. Следовательно, возникла бы новая раса в зависимости от продолжительности зимнего наряда, и это не прекратилось бы внезапно, а постепенно распространилось бы на соседние регионы, которые, однако, были бы чистыми в своем центре, как, вероятно, и происходит в действительности, если мы рассматриваем *B* как любую точку на линии распространения с юга на север.

Следовательно, гармония особей внутри вида будет зависеть частично от смешения первичных наследственных составляющих, связанных с размножением, но в большей степени от адаптации к одним и тем же условиям; это *подобие адаптации*, и сильнейшее влияние, оказываемое половым размножением, заключается не в смешении одних только этих наследственных составляющих, но, прежде всего, в уменьшении зародышевой плазмы двух родительских наследственных составляющих — уменьшении, которое является результатом и посредством полового смешения. Только это не позволяет этим первичным составляющим изменяться со слишком неодинаковой скоростью при видовых трансформациях и заставляет их в конечном итоге снова стать очень похожими друг на друга.

Но хотя взаимная стерильность не является абсолютно необходимым условием разделения видов, было бы слишком далеко заходить в противоположном направлении, рассматривая взаимную фертильность как нечто общее или приписывая ей роль в возникновении новых видов.

Некоторые ботаники, такие как Кернер фон Марилаун, рассматривают смешение видов как средство образования новых видов с лучшей адаптацией; они предполагают, что фертильные гибриды могут при определенных обстоятельствах вытеснить родительские виды и сами стать новыми видами. Следует признать, что такие случаи действительно имеют место, что, например, на севере Европы гибрид большой и малой кувшинок, *Nuphar luteum* и *Nuphar pumilum*, которому было дано название *Nuphar intermedium*, вытеснил оба родительских вида с поля, потому что его семена созревают раньше, и поэтому он лучше приспособлен к короткому вегетационному периоду севера, но, тем не менее, мы должны утверждать, что эволюция видов в целом происходит не путем гибридизации. Такие случаи, вероятно, являются не более чем редкими исключениями. Это подтверждается полной незначительностью гибридизации у животных, среди которых виды появляются таким же образом, как и у растений, и где смешение двух видов происходит лишь спорадически и у немногих видов, никогда в сколь-нибудь значительной степени.

Если виды представляют собой комплексы адаптаций, основанных в каждом конкретном случае на данном физическом строении родительского вида, тогда мы можем легко понять тот факт, что в нашем опыте они не являются фиксированными или вечными, но что они меняются в ходе истории земли. Многочисленные ископаемые остатки в различных слоях земной коры доказывают, что это в высокой степени верно, что почти в каждом из наиболее важных геологических слоев встречаются новые виды и что не только виды и роды, но семейства, отряды, даже целые классы животных, которые жили когда-то, теперь полностью исчезли с лица земли. Мы можем понять это явление, если подумаем о том, что условия жизни также медленно менялись на протяжении истории земли, так что у старых видов была только альтернатива вымирания или трансформации в новые виды.

Но каким бы простым ни был этот вывод, его вряд ли можно с уверенностью вывести только из появления и преемственности ископаемых видов. Например, мы тщетно пытались бы распознать причину, которая привела к тому, что один из этих правильно расположенных видов улиток бассейна озера Штайнхайм трансформировался в один или два новых вида в определенное время, или найти причину, которая побудила этих любопытных трехчленных ракообразных первобытных времен, трилобитов, которые населяли силурийские моря таким богатством форм, внезапно уменьшиться к концу силурийского периода и полностью исчезнуть в последующем периоде, девонском. Знаменитый геолог Ноймайр попытался объяснить это поразительное явление тем фактом, что как раз в то время головоногие моллюски, "самые грозные и свирепые мародеры среди беспозвоночной морской фауны", получили господство, и вполне возможно, что он был прав в своем предположении, но кто может это доказать? Можем ли мы решить даже в случае ныне живущих животных, превышают ли потери, нанесенные сильно преследуемому виду многочисленным и жадным преследователем, численность потомства и, следовательно, ведут ли они вид постепенно к истреблению? Каким бы вероятным ни казалось такое предположение, оно не может быть принято как доказанное.

Поскольку во многих случаях вымирания крупных групп животных мы не можем даже доказать, что одновременно имело место господство могущественных врагов, необходимо обнаружить другие факторы, которым можно приписать кажущееся внезапным исчезновением. Многие натуралисты пытались угадать внутренние причины вымирания и приняли теорию, связанную с тенденцией предполагать мистические принципы эволюции, согласно которой вымирающие виды подчиняются внутренней необходимости, как если бы их рождение и смерть были предопределены, как это имеет место в случае многоклеточных особей, как если бы имела место *физиологическая смерть вида*, как и многоклеточной особи.

Ноймайр показал, однако, что факты палеонтологии не подтверждают эту точку зрения. Мне нет необходимости повторять его аргументы, а просто сошлюсь на его ясное и сжатое изложение проблемы. Очевидно, что наша теория вымирания видов вследствие внешних причин не может быть отвергнута на том основании, что наши знания о борьбе, которую виды должны были вести за свое существование в прошлые времена, еще более несовершенны, чем наши знания о борьбе в наши дни, и что мы часто вообще не в состоянии судить о ней. Но геологические факты имеют ценность в другом, совершенно ином смысле. Они обнаруживают такое экстраординарное различие в продолжительности жизни видов, а также больших групп организмов, что само по себе это различие является достаточным для того, чтобы помешать нам рассматривать вымирание видов как регулируемое *внутренними* причинами. Определенные роды иглокожих, такие как морские звезды (*Astropecten*), жили в силурийские времена, и в

наши дни они представлены в наших морях рядом видов: и точно так же род головоногих моллюсков *Nautilus* сохранялся среди живых на протяжении всего огромного периода от Силурийского моря до наших дней. Некогда наутилиды составляли хищную орду, населявшую моря, и, как мы видели, мы, возможно, можем приписать их господству исчезновение отряда ракообразных, трилобитов, которые были столь же многочисленны в тот период. Сейчас только один вид наutilusов (*Nautilus pompilius*) обитает на коралловых рифах южных морей. Аналогичным образом, род *Lingula* почти вымершего класса плеченогих моллюсков, чем-то похожих на мидий сидячих морских животных, сохранился с седой зари первобытных времен, о нем сохранились записи в древнейших отложениях, и в современном живом мире он представлен так называемой мидией "усоногий гусь", *Lingula anatina*.

С другой стороны, мы знаем о многочисленных видах, которые просуществовали довольно короткое время, таких как, например, отдельные представители серии видов Steinheim *Planorbis* или славянского вида *Paludina*. Нередко также роды появляются и снова исчезают в течение периода одного и того же геологического слоя.

Эти факты говорят не только против неизвестного виталистического принципа эволюции, но и вообще против идеи определения великих путей эволюции чисто внутренними причинами. Если бы существовал принцип эволюции, различия в продолжительности жизни не могли бы быть столь чрезмерными; если бы существовала "старческая стадия" видов и естественная смерть видов, сравнимая с естественной смертью особей, было бы невозможно, чтобы большая часть наутилид ограничивалась силурийской эпохой, и все же один вид продолжал жить до сих пор; и если бы существовала "тенденция" видов к постоянному изменению в дальнейшем и к "все большему и большему удалению от примитивного типа", как утверждалось, тогда такая тенденция была бы невозможна. древние и примитивные формы головоногих моллюсков, такие как *наutilus*, не могли сохраниться до настоящего времени, но, должно быть, давным-давно были преобразованы в более высокие формы. Обратное, однако, вполне возможно, а именно, что большая масса видов такой группы, как наутилиды, была вытеснена превосходящими соперниками в борьбе за существование, но некоторые виды смогли выжить на особо охраняемых или иным образом благоприятных территориях. У нас есть прекрасный пример этого на примере немногих все еще живущих видов вымершего в остальном класса ганоидных рыб. В течение первичной и Вторичной эпох эти ганоиды населяли все моря, но на границе между меловым и третичным периодами они значительно отступили назад, одновременно с большим развитием костистых рыб или костистых, и сейчас они представлены всего дюжиной видов, распространенных по всей земле, и большинство из них являются чисто речными формами, в то время как другие, по крайней мере, поднимаются по рекам в период нереста, чтобы обеспечить безопасность своего потомства. Ибо реки - это защищенные районы по сравнению с морями, и крупные рыбы, такие как ганоиды, смогут там выстоять в борьбе лучше, чем в несравненно более населенном море.

Таким образом, я могу расценивать это только как игру с идеями, когда говорю о рождении, расцвете, остановке, упадке и смерти видов в каком-либо ином смысле, кроме переносного. Несомненно, жизнь вида можно сравнить с жизнью индивида, и если сравнение использовать только для того, чтобы прояснить разницу между причинами двух видов явлений, то против этого не может быть возражений, только мы должны остерегаться думать, что мы объяснили что-то, чего не знаем, сравнивая это с чем-то другим, что также неизвестно.

Мы уже показали, что естественная смерть многоклеточных организмов - это явление, которое впервые проявилось с разделением организма на соматические клетки и репродуктивные, или зародышевые клетки, и что смерть не является неизбежным возмездием каждой жизни, поскольку одноклеточные организмы не обязательно умирают, хотя они могут быть убиты насильственным путем. Таким образом, у этих одноклеточных организмов нет естественной смерти, и мы должны объяснить ее возникновение среди многоклеточных организмов адаптацией к клеточной дифференцировке, которая делает неограниченное продолжение жизни всего организма ненужным и бесцельным и даже наносящим ущерб продолжению вида. Для вида достаточно, если только зародышевые клетки сохраняют потенциальное бессмертие одноклеточных, в то время как, с другой стороны, высокая дифференцировка соматических клеток обязательно предполагает, что они должны изнашиваться при выполнении своих функций и, таким образом, становиться подверженными смерти, или, по крайней мере, что они должны претерпевать такие изменения, что больше не способны функционировать должным образом, так что организм в целом теряет жизненную силу.

Не может быть никаких сомнений в том, что смерть фактически подразумевается в самом строении многоклеточного организма и, таким образом, является, так сказать, предвиденным событием, неизбежным завершением развития, которое начинается с яйцеклетки и достигает своей высшей точки с освобождением зародышевых клеток, то есть с размножением, а затем вступает в более или менее продолжительный период упадка, ведущий к естественной смерти индивида.

Только проводя аналогию, можно сравнить этот ход развития с возникновением, трансформацией или вымиранием видов. Даже совершенно внешняя аналогия цветения с малого начала и последующего увядания не всегда верна; ибо, во всяком случае, у пресноводных улиток Штайнгейма почти все представители вида претерпели трансформацию в определенное время и превратились в новый вид, который спустя долгое время был повторно преобразован без какого-либо заметного уменьшения числа особей, которое можно было наблюдать. Говорить о "старческой стадии" вида, о застывании его формы, о неспособности к дальнейшей трансформации - значит предаваться игре фантазии, совершенно недопустимой в области естествознания.

Однако следует признать, что в основе всего этого лежит правильная идея, поскольку многие виды не перешли в новые формы, а просто вымерли, потому что не смогли приспособиться к изменившимся условиям. Это произошло не потому, что они стали неспособны к вариациям, а потому, что они не могли производить вариации достаточной величины или вариации такого рода, которые требовались для того, чтобы вид мог оставаться активным конкурентом в борьбе за существование.

Очевидно, что от совпадения множества обстоятельств зависит, удастся ли успешно осуществить адаптацию или нет. Прежде всего, он должен быть способен идти в ногу с изменениями условий жизни, ибо, если они будут развиваться более быстрыми темпами, организмы погибнут в разгар попытки адаптации. Вероятно, именно таким образом следует объяснить поразительное исчезновение трилобитов, как указал Ноймайр, поскольку наутилиды, новая группа врагов, размножались так быстро за их счет, что у них не было времени разработать какие-либо эффективные средства защиты. Ни на минуту нельзя утверждать, что каждый вид способен защитить себя от истребления любым другим; возросшей плодовитости,

возросшей скорости передвижения, возросшего интеллекта и подобных качеств может оказаться недостаточно, и тогда последует вымирание; однако не потому, что вид стал "дряхлым", а потому, что возможных вариаций в его организации недостаточно для поддержания его в борьбе.

Обсуждая зародышевый отбор, я упомянул точку зрения, выраженную Эмери, согласно которой чрезмерная вариабельность в одном и том же направлении из-за внутризем-ных причин нередко становилась причиной вымирания видов. Я также упомянул очень похожую точку зрения Дедерлейна, который в то время не мог сослаться на зародышевый отбор, но предполагал наличие внутренних непреодолимых сил, которые непреодолимо толкали вариацию вперед в том направлении, в котором она началась, даже за пределы того, что полезно для желаемой цели, и которые, таким образом, могли привести к вымиранию вида. Я не могу полностью согласиться с этими взглядами, как я уже указывал, потому что я не верю, что стремление к вариациям может когда-либо стать непреодолимым и неконтролируемым. Если бы это было возможно, то мы не видели бы, как мы видим, бесчисленных случаев, в которых увеличение или уменьшение части продолжалось именно до того момента, когда это перестало быть целенаправленным. Даже дегенерация органов протекает лишь настолько, насколько это необходимо для достижения определенной цели, как мы ясно видим на примере паразитических ракообразных различных отрядов. У многих из этих паразитических форм плавательные ножки дегенерируют, но только у самок, потому что они прикрепляются присосками или каким-либо другим способом к своему хозяину, так что не могут отпустить его снова. Но самцам нужны плавательные лапы, чтобы искать самок. Самкам они тоже требуются в молодости, чтобы выискивать рыбу, от которой они должны добывать пищу, и, таким образом, дегенерация плавательных конечностей полностью прекращается именно в тот момент, когда они перестают быть полезными; они развиваются в ранней молодости и дегенерируют позже, когда животное становится сидячим. В соответствии с законом биогенеза мы можем сказать, что, хотя дегенерация завершена на заключительных стадиях онтогенеза, ее регресс продолжался не до зародыша, а только до молодых стадий. Из этого следует, что развитие вариации может в любое время иметь определенную цель, и мы видели, что это возможно посредством личного отбора, который накапливает непрекращающиеся колебания вариации в направлении плюс или минус. В индивидуальном идентификаторе определяющий фактор X, возможно, может уменьшаться, а возможно, и неограниченно увеличиваться, хотя у нас нет определенных знаний относительно последнего пункта, но поскольку этот определяющий фактор содержится во всех идентификаторах, всегда есть плюсовые и минусовые колебания, посредством которых может действовать индивидуальный отбор.

Но, конечно, для этого требуется определенное количество времени, и в том факте, что этого времени часто нет, я думаю, кроется причина, по которой чрезмерная дифференциация часто приводила к вымиранию вида, не потому, что рост избыточного органа должен был продолжаться неудержимо, а потому, что изменения в условиях сделали избыточный орган неподходящим, и он не мог дегенерировать достаточно быстро, чтобы спасти вид от вымирания.

Недавно Брандес привел прекрасную иллюстрацию этого, связав существование замечательных саблезубых тигров (*Machairodus*) с чрезвычайно длинными клыками, которые обитали в дилuviальный период в Южной Америке, с гигантскими броненосцами, обитавшими там в то же время, костистая структура которых в два ярда высотой сейчас вызывает наше

восхищение. Он справедливо указывает, что зубной ряд *Machairodus neogæus* ни в коем случае не является типично совершенным для хищного животного, как у индийского тигра или льва; что касается резцов и коренных зубов, то они были гораздо менее эффективны, чем у этих хищных животных, а большая длина похожих на кинжалы уплощенных клыков, которые выступали далеко за пределы рта, полностью препятствовала сближению зубов верхней и нижней челюсти на манер пары клешней. Из этого он справедливо делает вывод, что этот зубной ряд был приспособлен к особому режиму питания, и рассматривает огромных броненосцев в кольчугах, таких как тяжелый глиптодонт Пампасов длиной в три ярда, как жертв, в которых они обычно вонзали свои саблезубые зубы в область незащищенной шеи и таким образом овладевали почти неуязвимым существом, которое было непобедимо по сравнению со всеми другими хищными животными. Таким образом, с одной стороны, объясняется примечательный зубной ряд, а с другой - поразительная протяженность и твердость кольчуги жертвы. Таким образом, мы также можем понять, почему в то время должна была существовать целая серия кошкообразных животных с саблевидными зубами, у которых длина и острота зубов увеличивались вместе с размерами тела, поскольку эти хищные животные соответствовали целой серии броненосцев, размер которых увеличивался, как и прочность их брони.

Конечно, эта интерпретация гипотетична, но она содержит много внутренней вероятности, так что ее можно рассматривать как хорошую иллюстрацию взаимного усиления адаптации между двумя группами животных. Теперь мы понимаем, почему, с одной стороны, у млекопитающего должна была развиться эта колоссальная черепахоподобная броня, а с другой стороны, почему должны были развиться эти невероятно длинные саблезубые зубы; мы также понимаем - и это тот момент, который нас здесь больше всего интересует, - почему эти два "чрезмерных" развития должны были в конечном итоге привести к уничтожению их обладателей. В течение длительного периода броненосцам удавалось спастись от истребления за счет увеличения размеров своего тела и прочности брони, и таким образом они спасались от преследования со стороны хищных зверей с более мелкими и слабыми зубами. Но хищные животные последовали их примеру и удлинили свои зубы и увеличили размеры своего тела, пока, в конце концов, даже самая прочная броня жертвы не стала неэффективной защитой, и могучие глиптодонты постепенно были полностью истреблены. Но затем прозвучал похоронный звон по *махайродусу*, поскольку он был настолько точно приспособлен к этому единственному виду диеты, что больше не мог одолевать других жертв и питаться их мясом; саблезубые зубы мешали ему разрывать свою добычу, как другим хищным животным, он, вероятно, мог только сосать ее.

Даже если это предположительный случай, он показывает, что не внутренний принцип изменчивости привел к столь неограниченному увеличению зубов этих плотоядных и брони их жертв; это была необходимость адаптации. Они погибли не из-за чрезмерного увеличения брони и зубов, а потому, что ни одна из этих адаптаций не могла быть нейтрализована сразу, и небольшие вариации были им бесполезны в их последней борьбе за выживание.

В определенном смысле мы можем сказать, что более простые, неполноценные организмы более способны к адаптации, чем те, которые высокодифференцированы и приспособлены к специализированным условиям во всех частях своего тела, поскольку из первых с течением времени может возникнуть много нового, в то время как из вторых может возникнуть очень мало и ничего особо нового. От простейших простейших мог произойти целый мир одноклеточных организмов, а также гораздо более разнообразные многоклеточные; от низших морских червей могли произойти не только многие виды высших морских червей — сегментированные черви

или кольчатые черви, — но и совершенно новые группы животных, членистоногие и позвоночные. Маловероятно, что из наших современных птиц произойдет новый класс животных, потому что они уже настолько идеально приспособлены к своей воздушной жизни, что вряд ли смогли бы приспособиться к жизни на суше или в воде достаточно хорошо, чтобы быть способными отстаивать свои права в отношении всех возможностей жизни с остальными обитателями суши или воды. Мы действительно знаем о птицах, которые полностью вернулись к чисто наземному образу жизни — страусах, например, — и о других, которые приспособились к чисто водной жизни, таких как пингвины, но это небольшие группы видов, и вряд ли их число увеличится. Напротив, мы можем доказать, что многие уже пали жертвой борьбы с человеком, и мы ожидаем истребления других. Но причина, по которой их так легко истребляют, очевидно, заключается в том факте, что они отказались от преимущества, данного им их птичьей природой, приспособившись к наземной жизни, и что они не в состоянии вернуть его, по крайней мере, за то короткое время, которое есть в их распоряжении, если они хотят спастись от истребления. Лучшим примером этого является дронт (*Didus ineptus*). Эта примечательная птица, размером примерно с лебедя, жила стаями на острове Маврикий примерно до конца семнадцатого века. У нее были маленькие крылья с короткими иглами, которые были бесполезны для полета. Поскольку он не мог спастись ни бегством, ни по воде, а мог только неуклюже передвигаться по суше своими короткими ногами и тяжелым телом, он был безнадежно обречен, как только появлялся более сильный враг. Он стал жертвой моряков, которые первыми высадились на остров и в огромном количестве избивали его палками. До этого события он, без сомнения, был превосходно приспособлен к жизни на этом плодородном острове, поскольку на вулканическом острове посреди океана не было крупных врагов, и поэтому его безопасность не зависела от способности летать, и он мог подбирать обильную пищу с земли. Но когда человек внезапно появился на сцене и начал преследовать его, не "старческая косность" его организации помешала ему снова воспользоваться своими крыльями; именно медлительность изменчивости и, следовательно, отбора, общая для всех видов, подтолкнула его к вымиранию. Та же участь, вероятно, постигнет новозеландского киви (*Apteryx australis*) в ближайшем будущем, поскольку, хотя он до сих пор избегал стрел аборигенов, маловероятно, что в своем бескрылом состоянии он сможет долго продержаться против европейских ружей, если для него не будут созданы благоприятные условия и заповедные леса, как это было для нашей серны.

С точки зрения биолога, еще более печальным, чем такое истребление отдельных видов в результате вандализма и жадности нашей собственной расы, является нарушение человеком целых сообществ животных и растений, которое происходит или было осуществлено на большинстве океанических островов, и мы должны кратко отметить эти случаи, пока имеем дело с упадком видов. Я имею в виду вытеснение обычно эндемичной популяции животных и растений на таких островах путем культивирования. Первым шагом в этой работе по "культивированию" всегда является вырубка лесов, которые на протяжении тысячелетий покрывали эти острова как бы зеленой мантией, регулировали количество выпадающих на них осадков, обеспечивали их плодородие и позволяли размножаться местным животным, обычно характерным для данного места. Мы уже говорили о острове Святой Елены. Оригинальная и замечательная фауна и флора этого острова по большей части исчезли 200 лет назад в результате вырубки деревьев в лесах, а позже они были полностью уничтожены завезением коз, которые пожирали все молодые деревья по мере их роста. Но вместе с лесами большая часть местных насекомых и птиц была обречена на уничтожение, так что сейчас там нельзя встретить

ни одной местной птицы или бабочки; сохранилось лишь несколько наземных улиток и жуков из первоначальной фауны.

Но не только на островах большое количество видов было уничтожено или полностью истреблено в результате вырубки лесов, интродукции растений, культивируемых человеком, и связанных с ними "сорняков", а также ввоза домашних животных. В Центральной Европе не только почти полностью исчезли все крупные хищные животные, такие как медведь, рысь и волк, но и северный олень, бизон, дикий бык (зубр) и лось были истреблены как дикие животные, а в Северной Америке буйволы скоро будут существовать только в сохранившихся стадах, если это еще не произошло. Здесь, конечно, прямое вмешательство слишком могущественного врага, человека, сыграло наибольшую роль в исчезновении упомянутого вида, но этот процесс может дать нам представление о том, каким образом превосходящий враг-животное может быть в состоянии постепенно истреблять более слабые виды, где нет достижимых или даже мыслимых вариаций, которые могли бы уберечь их от такой участи. Некоторые из млекопитающих, о которых я упоминал, еще не полностью истреблены; даже зубр, возможно, все еще существует в чисто белых стадах, сохранившихся в некоторых британских парках; но есть больше примеров, чем у дронта, полного истребления вида по вине человека в исторические периоды. Может быть сомнительно, что морская выдра (*Enhydra marina*) еще не была полностью истреблена из-за своего драгоценного меха, но совершенно очевидно, что огромная морская корова (*Rhytina stelleri*), которая в большом количестве обитала в Беринговом проливе в конце восемнадцатого и начале девятнадцатого веков, была полностью истреблена моряками в течение нескольких десятилетий.

Следовательно, из того, что происходит у нас на глазах, мы можем извлечь, так сказать, некоторое представление о том, каким образом истребление видов может происходить даже независимо от человека в настоящее время, и как это должно было происходить также в прошлые эпохи истории земли. Миграции видов происходили непрерывно, хотя и очень медленно, поскольку каждый вид постепенно стремится расширить свой ареал и завладеть новыми территориями, и, таким образом, фауна и флора любого региона должны были изменяться с течением времени, новые виды должны были время от времени селиться в нем, и условия жизни должны были меняться, и во многих случаях это должно было приводить к истреблению видов таким же образом, хотя и не так быстро, как вмешательство человека сейчас приводит к их гибели.

Это верно как для растений, так и для животных. Хороший пример, на самом деле не полного истребления, но очень значительного уменьшения численности особей вида растений в результате появления вида млекопитающих, сообщен нам Чаном в отношении Земли Кергелен. Численность цветкового растения, капусты Кергелен (*Pringlea antiscorbutica*), значительно сократилась после бездумного завоза кроликов на этот необитаемый остров (1874). В то время как в 1840 году капитан Росс использовал это растение в больших количествах в качестве профилактического средства против цинги в своей команде и даже унес запасы, которых хватило бы на месяцы, экспедиция Вальдивии в 1898 году обнаружила кроликов в изобилии, но капуста Кергелен была полностью истреблена во всех местах, доступных этим плодовитым и прожорливым грызунам. Его находили растущим только на отвесных скалах или на островах, лежащих во фьордах.

Предотвращение угрозы уничтожения вида путем его адаптации к новым обстоятельствам может быть возможно только тогда, когда изменения происходят очень медленно, и поэтому с большей вероятностью будет достигнуто в случае физических изменений условий жизни, таких как климатические изменения, изменение взаимоотношений суши и моря и так далее. Но, по-видимому, даже климатические изменения не вызывают каких-либо изменений и новой адаптации до тех пор, пока вид может избежать изменений путем миграции. Часто цитируемый пример альпийских и арктических растений доказывает, во всяком случае, что те виды, которые населяли плато и высокогорья Европы, не все изменялись в соответствии с изменениями, когда преобладал более теплый климат, но что, по крайней мере частично, они следовали климату, к которому они уже были адаптированы, то есть, что они мигрировали на север, с одной стороны, и выше Альп, с другой. Нельзя отрицать, что многие насекомые и растения действительно приспособились в то время к более теплему климату и превратились в современные виды, которые сейчас населяют равнины, поскольку многие родственные виды встречаются в Альпах и на равнинах, но, по-видимому, многие другие просто сбежали из климата, который больше не соответствовал их требованиям. Таким образом, насколько мне известно, в Южной или Центральной Германии нет вида *Primula*, который мог бы произойти от красивой красной *Primula farinosa* из Альп, но этот вид встречается также на старой ледниковой почве у северного подножия Альп и на аналогичной почве на севере Германии и на лугах Гольштейна. Аналогичные примеры можно привести в отношении альпийско-арктических бабочек.

Достаточно понятно, что мы все еще очень далеки от того, чтобы дать точный отчет об основных изменениях в растительном и животном мире на протяжении истории земли в отношении особых причин, которые их вызвали. Возможно, будущее прольет больше света на этот предмет, расширив наши знания об ископаемых останках всех стран. Но, по крайней мере, в настоящее время мы можем сказать, что нет причин связывать вымирание ранних форм с чем-либо иным, кроме изменений в условиях жизни, борьбы за существование и ограничения способности к трансформации и адаптации из-за организации, которой уже достиг вид; в том, что касается упадка видов, нет и следа какой-либо такой вещи, как филетический принцип жизни в виталистическом смысле.

ЛЕКЦИЯ XXXVI

СПОНТАННОЕ ЗАРОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ: ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Спонтанное зарождение—Экспериментальные проверки невозможны—Только низшие и мельчайшие формы жизни могут быть отнесены к спонтанному зарождению—Химические постулаты спонтанного зарождения—Эмпедокл модернизировал—Местность спонтанного зарождения—Прогресс организации—Прямые и косвенные влияния, вызывающие вариации—Различные способы отбора—Все зависит от отбора—Падение с уже достигнутых высот организации—Пути эволюции—Силы, воздействующие на нее—Пластичность живой материи—Предопределенность животного мира—Многогранная адаптация каждой группы—Водные млекопитающие и насекомые, паразиты—Вариация Негели в определенном

направлении—Аналогия путешественника—Генеалогические древа—Разнообразие форм жизни безгранично—Происхождение целеустремленного отдельно от целенаправленных сил, действующих в направлении цели—Пределы знания—Ограничение человеческого интеллекта отбором—Человеческий гений—Заключение.

Теперь мы подошли к концу наших исследований, и они принесли нам удовлетворение, по крайней мере, в той мере, в какой они принесли нам определенность в отношении главного и фундаментального вопроса, который может быть задан в связи с происхождением современного животного мира организмов. В наших умах не остается сомнений в том, что теория происхождения оправдана; мы знаем так же точно, как и то, что земля обращается вокруг Солнца, что живой мир на нашей земле был создан не сразу и в том состоянии, в котором мы его знаем, а что он постепенно развивался в течение, по нашим человеческим оценкам, невероятно длительных периодов времени. Этот вывод теперь твердо установлен и никогда больше не подвергнется сомнению. Предположение также, что более низшие организмы образовали зачатки жизни и что имело место восхождение от низших к высшим и все более высоким, стало для нашего сознания вероятностью, граничащей с достоверностью. Но остается один момент, которого мы еще не коснулись, — проблема происхождения этих первых организмов.

Есть только две возможности: либо они были занесены на нашу землю извне, откуда—то еще во Вселенной, либо они возникли на самой нашей земле в результате того, что называется "спонтанным зарождением" *-generatio spontanea*.

Идея о том, что очень скромные живые организмы могли скрываться в расщелинах метеоритов и таким образом могли упасть на нашу землю и таким образом образовать первые зародыши жизни, была впервые сформулирована этим химическим гением Юстусом Либихом. Кажется несомненным, что состояние раскаленного жара, в котором находятся метеориты, когда они попадают в нашу атмосферу, воздействует только на внешнюю кору этих космических фрагментов, и что живые зародыши, которые могли бы быть скрыты в глубинах их щелей и трещин, поэтому могли бы оставаться живыми, но, тем не менее, несомненно, невозможно, чтобы какой-либо зародыш добрался до нас живым таким образом, потому что он не мог бы вынести ни чрезмерного холода, ни абсолютного иссушения, которому он подвергся бы в космическом пространстве, не содержащем абсолютно никакой воды. Этого нельзя было вынести даже в течение нескольких дней, не говоря уже о неизмеримых периодах времени.

Но мы должны также принимать во внимание совершенно общую причину, которая заключается в том факте, что вся жизнь преходяща, что она может быть уничтожена, а не просто смертна! Все, что является по-настоящему органическим, может быть разрушено до такой степени, что станет неорганическим. Могут исчезнуть не только явления жизни и перестать существовать живое тело как таковое, но и органические соединения, составляющие физическую основу всей жизни, которые непрерывно распадаются и постепенно возвращаются к уровню неорганического. Мне кажется, из этого мы неизбежно должны сделать вывод, что основа идеи Либиха была неверной, то есть предположение, что "органические вещества вечны и существовали с самого начала точно так же, как и неорганические вещества". Очевидно, что это не так, ибо вещь, имеющая конец, не может быть вечной; у нее тоже должно было быть начало, и, следовательно, органические сочетания не вечны, а преходящи; они приходят и уходят, они возникают везде, где для них возникают подходящие

условия, и они распадаются на более простые комбинации, когда эти условия прекращаются. Вечны только элементы, а не их комбинации, поскольку они подвержены более или менее быстрым постоянным изменениям, независимо от того, возникли ли они вне организмов или внутри них.

Мне кажется, что эти соображения разрушают основы гипотезы о космическом происхождении жизни на нашей земле; в любом случае они оставляют гипотезу без особого значения; ибо, если бы мы могли даже допустить возможность переноса живых организмов из космоса, вопрос был бы лишь немного отодвинут назад этим предположением и не был бы решен, поскольку организмы, привезенные таким образом, должны были произойти с какой-то другой планеты, поскольку они, *ex hypothesi*, не вечны.

Таким образом, мы обращаемся к самой нашей земле как к месту зарождения земного мира жизни, и я не вижу возможности избежать предположения о *самопроизвольном зарождении*. Для меня это логическая необходимость.

Еще примерно в середине девятнадцатого века велась острая дискуссия по поводу возникновения самопроизвольного зарождения. Во Французской академии, в частности, Пуше выдвигал аргументы в пользу этого, а Пастер - против. Пуше заметил, что живые организмы появились в настоях сена и других растительных материалов, в которых все возможные живые микробы, предположительно, были уничтожены длительным кипячением. Живые организмы, водоросли и инфузории появились, несмотря на то, что стеклянные бутылки, в которых они хранились, были герметично закрыты. Но Пастер показал, что воздух содержит множество живых микробов низших организмов в своих так называемых пылинках, и что, если бы их сначала удалили, настой Пуше не подавал бы никаких признаков жизни. Он заставил воздух, который постоянно пропускали по трубкам, сначала проходить вдоль нагретого ствола ружья, и таким образом уничтожил эти микробы, и в настояках не было обнаружено никаких организмов. Он показал, что воздух кишит микробами, проведя эксперимент с кипяченными настоями, которым было позволено долгое время лежать нетронутыми в бутылках с открытыми горлышками, одна из которых находилась на крыше Института в Париже, другая - на вершине Пюи-де-Дом в Оверни, которая в то время все еще была самой высокой горой Франции. В парижском эксперименте организмы появлялись в бутылках всего за несколько дней, в то время как в тех, которые находились на чистом воздухе на вершине горы, ни один из них не был замечен даже по прошествии месяцев.

Как ни странно, эти и подобные эксперименты в то время рассматривались как убедительное доказательство против существования самопроизвольного зарождения, хотя достаточно очевидно, что первое живое существо на этой земле не могло произойти из сена или любого другого органического вещества, поскольку это предполагало бы то, что мы пытаемся объяснить. После того, как огненная земля остыла настолько, что ее самый внешний слой затвердел, превратившись в твердую корку, и после того, как вода сконденсировалась до жидкой формы, сначала могли существовать только неорганические вещества. Следовательно, чтобы доказать самопроизвольное зарождение, необходимо было бы попытаться выяснить, из какого смешения неорганических комбинаций могли возникнуть организмы; о доказательстве того, что самопроизвольное зарождение никогда не было возможным, не может быть и речи.

Было бы невозможно экспериментально доказать, что самопроизвольное зарождение могло *никогда* не иметь места; потому что каждый отрицательный эксперимент только доказывал бы,

что жизнь не возникает *в условиях эксперимента*. Но это ни в коем случае не исключает возможности того, что она могла бы возникнуть при других условиях.

До сих пор все попытки обнаружить эти условия были тщетными, и я не верю, что они когда-либо увенчаются успехом, не потому, что условия должны быть настолько своеобразны по своей природе, что мы не можем их воспроизвести, но прежде всего потому, что мы не сможем воспринять результаты успешного эксперимента. Я без труда смогу убедительно доказать это.

Если мы зададим себе вопрос, как должны быть устроены живые существа, которые могли возникнуть в результате самопроизвольного зарождения, и, с другой стороны, в отношении каких видов живых форм мы можем с уверенностью утверждать, что они *не могли* возникнуть таким образом, очевидно, что мы должны поместить в последний список все организмы, которые предполагают существование других, от которых они произошли. Но к этой категории принадлежат все организмы, обладающие зародышевой плазмой, идиоплазмой, которую мы рассматриваем как состоящую из первичных составляющих (*Анлагена*), которые постепенно эволюционировали и накапливались в течение длительного ряда предков. Таким образом, к этому классу должны быть отнесены не только все многоклеточные животные и растения, которые размножаются посредством зародышевых клеток, почек и так далее, но также и все одноклеточные организмы. Ибо последние, как мы видели, содержат в своем ядре субстанцию, состоящую из первичных составляющих, без которых изуродованный организм не в состоянии восполнить свои потери, короче говоря, идиоплазму. То, что это играет ту же роль у одноклеточных, что и у многоклеточных организмов, мы можем заключить с наибольшей уверенностью из процесса амфимиксиса, который протекает аналогичным образом в обоих случаях.

Таким образом, даже если бы мы не знали того, что продемонстрировал Эренберг в третьем десятилетии прошлого века, что инфузории в закрытом состоянии могут разноситься повсюду и даже могут быть перенесены через океан в пыли пассатов, чтобы вновь пробудиться к жизни везде, где они попадают в пресную воду, мы все равно не остались бы на точке зрения Левенгука, который рассматривал инфузорий как возникших в результате спонтанного зарождения. Они не могут возникнуть таким образом и не могли возникнуть никогда, потому что они содержат вещество, состоящее из первичных составляющих, которые могут иметь только историческое происхождение и, следовательно, не могли возникнуть внезапно в результате химического соединения.

То же самое верно для всех одноклеточных организмов, даже для тех, которые гораздо проще по строению, чем инфузории, чья дифференцировка на кортикальное и мозговое вещества, ротовые и анальные отверстия, сложное расположение ресничек и многое другое свидетельствует о высокой степени дифференцировки клетки. Но даже зародыш только на первый взгляд прост, ибо в противном случае он не мог бы выпускать отростки и втягивать их обратно, ползти в определенном направлении, замыкаться в себе и так далее, поскольку все это предполагает дифференцировку его частиц в разных направлениях и определенное их расположение; и вдобавок имеется чудесный разделительный аппарат ядра, которого нет даже у зародыша. Все это снова указывает на историческую эволюцию, постепенное приобретение и упорядоченное расположение дифференциаций, и такой организм не мог возникнуть внезапно, подобно кристаллу или химической комбинации.

Таким образом, мы возвращаемся к самым низшим известным организмам, и теперь перед нами стоит вопрос, можно ли отнести эти мельчайшие живые организмы, которые видны только в самый мощный микроскоп, к спонтанному зарождению. Но и здесь ответ отрицательный; ибо, хотя здесь не найдено ядра и нет вещества, которое, как мы можем с какой-либо уверенностью утверждать, состояло бы из первичных составляющих или идиоплазмы, мы находим отчетливые следы предшествующей истории, а не абсолютно простую структуру однородных живых частиц, не организованных каким-либо упорядоченным образом, что является единственным, что могло быть получено в результате самопроизвольного зарождения. Совсем недавно было показано, что тифозная палочка обладает чрезвычайно тонким сильно разветвленным пучком жгутиков, который придает ей дрожащее движение, а у холерной палочки можно различить кортикальное и медуллярное вещества. Таким образом, даже здесь существует дифференциация в соответствии с принципом разделения труда, и как многочисленны должны быть мельчайшие жизненные частицы, из которых состоит вещество, если оно может образовывать такие тонкие нити, как только что упомянутые жгутики! Нагели, который развил аналогичный ход мыслей в отношении самопроизвольного зарождения, подсчитал количество этих мельчайших жизненных частиц (его "мицелл"), которые должны содержаться в "монероне" диаметром 0,6 мм, если мы возьмем 10% его сухого вещества, и он пришел к поразительной цифре в 100 миллиардов жизненных частиц. Даже если мы предположим, что диаметр такого организма равен 0,0006 мм, он все равно будет состоять, согласно этим расчетам, из миллиона этих жизненно важных частиц.

В ходе этих лекций мы пришли к убеждению, что мельчайшие живые единицы составляют основу всех организмов, а именно наши "носители жизни" или "биофоры". Они должны присутствовать в бесчисленном множестве и в огромном разнообразии в различных формах жизни, но все согласны в том, что они просты, то есть состоят, в свою очередь, не из живых частиц, а только из молекул, химический состав, комбинация и расположение которых таковы, что дают начало явлениям жизни. Но они могут различаться, и от этой способности зависит возможность их дифференциации, которая происходила все более разнообразными способами в ходе филогенеза. Они также возникают в существующем организме, как и все жизненно важные единицы, только путем умножения уже присутствующих биофоров, но они не обязательно предполагают историческое происхождение; для них вполне возможно, по крайней мере в том, что касается их первых и простейших форм, что они могли возникнуть когда-нибудь в результате самопроизвольного зарождения. Только в отношении них допустима возможность возникновения в результате чисто химико-физических причин, без участия уже существующей жизни. Только в отношении них самопроизвольное зарождение не является немыслимым.

Следовательно, мы должны предположить, что в тот или иной момент истории земли должны были существовать условия, необходимые для развития этих невидимых маленьких живых частиц, и что все последующее развитие органического мира должно было зависеть от объединения этих биофоров в более крупные комплексы и от их дифференциации внутри этих комплексов.

Таким образом, мы никогда не сможем непосредственно наблюдать самопроизвольное зарождение по той простой причине, что мельчайшие и низшие живые частицы, которые могли бы возникнуть в результате этого, Биофорида, находятся настолько далеко за пределами

видимости, что нет никакой надежды на то, что мы когда-либо сможем их увидеть, даже если нам удастся произвести их путем самопроизвольного зарождения.

Я не собираюсь обсуждать химическую проблему, возникающую в связи с возможным возникновением самопроизвольного зарождения. Мы уже видели, что мертвая протоплазма, помимо воды, солей, фосфора, серы и некоторых других элементов, главным образом и неизменно содержит белок; следовательно, альбуминоидное вещество должно образоваться из неорганических соединений. Никто не станет утверждать, что это невозможно, ибо мы постоянно видим, как альбуминоидные вещества образуются в растениях из неорганических веществ, соединений углерода и азота; но при каких условиях это было бы возможно в свободной природе, то есть вне организмов, пока определить невозможно. Возможно, когда-нибудь нам удастся получить белок из неорганических веществ в лаборатории, и если это произойдет, теория самопроизвольного образования будет опираться на более прочную основу, но даже тогда она не будет доказана экспериментально. Ибо, хотя мертвый белок, безусловно, близок к живой материи, именно *жизни* ему не хватает, и пока мы не знаем, какие химические различия преобладают между мертвым белком и живым; более того, мы должны честно признать, что это простое предположение, когда мы принимаем как должное, что между ними существуют только химико-физические различия. Тем временем невозможно доказать, что в живой протоплазме нет другой неизвестной силы, "виталистического принципа", "жизненной силы", от активности которой зависят эти специфические явления жизни, и в особенности постоянно повторяющаяся чередование разрушения и реконструкции живой субстанции, диссимилиации и ассимиляции, роста и размножения. Столь же трудно доказать обратное, что невозможно, чтобы одни только химико-физические силы вызвали жизнь в химическом веществе совершенно особого состава. Хотя никому никогда не удавалось, несмотря на многочисленные попытки, придумать комбинацию химических веществ, которая — как это делает это удивительное живое вещество — с одной стороны, сгорает с кислородом, а с другой стороны, снова обновляется "питательным" материалом, все же мы не можем сделать из этого вывод о невозможности чисто химико-физической основы жизни, а должны, скорее, придерживаться ее до тех пор, пока не будет показано, что ее недостаточно для объяснения фактов, таким образом, следуя фундаментальному правилу, согласно которому естествознание не должно предполагать неизвестных сил, пока не *доказана* недостаточность известных. Если бы мы поступили иначе, нам пришлось бы отказаться от всякой надежды когда-либо глубже проникнуть в эти явления. И у нас нет необходимости делать это, поскольку в целом мы вполне можем поверить, что существует органическое вещество точно пропорционального состава, в котором фундаментальные явления всей жизни — горение с одновременным обновлением — должны происходить при определенных условиях в силу его состава.

Пока невозможно ответить с какой-либо определенностью, как и при каких внешних условиях такое вещество впервые возникло на земле, из каких материалов оно было сформировано. Кто знает, не оправдались ли бы здесь фантастические идеи Эмпедокла в измененной форме? Я имею в виду, что во времена первого зарождения жизни на земле одновременно могли существовать условия, необходимые для многих видов сложных химических соединений, и что из многообразия таких веществ выжили только те, которые обладали тем чудесным составом, который обуславливал их непрерывное горение, а также их непрерывное восстановление путем размножения. Согласно Эмпедоклу, из хаоса возникали только части животных — головы без туловища, руки без туловища, глаза без лиц и так далее, — и они кружились в диком беспорядке и летели вместе по воле случая. Но выжили только те, кто правильно объединился с другими,

чтобы образовать целое, способное к жизни. В переводе на язык нашего времени это означало бы то, что я только что сказал, — что из большого числа возникших органических комбинаций лишь немногие, возможно, одна, обладали бы удивительно выверенным составом, который привел к жизни, а вместе с ней к самоподдержанию и размножению; и это было бы первым примером отбора!

Но давайте оставим эти фантазии и подождем, чтобы посмотреть, не смогут ли химики предоставить нам отправную точку для более конкретной картины первого возникновения жизни. В то же время мы должны признать, что сталкиваемся с глубокой тьмой.

Вопрос о том, "Где" происходит самопроизвольное зарождение, также следует оставить без какого-либо определенного ответа. Одни предполагали, что жизнь зародилась в морских глубинах, другие - на берегу, третьи - в воздухе. Но кто может предугадать это, когда мы не можем даже теоретически назвать условия и материалы, из которых в лаборатории могут быть получены альбуминоидоподобные вещества? Гипотеза Нагели по-прежнему кажется мне наиболее вероятной. Согласно его теории, первые живые частицы возникли не в свободной массе воды, а в сетчатом поверхностном слое тонкопористого вещества (глины или песка), где могли взаимодействовать молекулярные силы твердых, жидких и газообразных тел.

Несомненно лишь то, что где бы впервые ни возникла жизнь на этой земле, она могла сделать это только в форме очень простых и мельчайших жизненных единиц, которые даже сейчас мы принимаем только за части живого организма, но которые должны были сначала возникнуть как независимые организмы, "Биофорида". Поскольку они, согласно нашей теории, обладали характером жизни, они должны были обладать прежде всего способностью к ассимиляции в том смысле, в каком ассимилируют растения, то есть к постоянному обновлению субстанции своего организма из неорганических веществ, к росту и развитию. о размножении. По этой причине им необязательно обладать химическим составом хлорофилла, хотя способность зеленых растений к ассимиляции зависит от этого вещества, поскольку мы знаем бесцветные грибы, которые, несмотря на отсутствие хлорофилла, способны создавать субстанцию своего тела из соединений углерода и азота.

Первый переход к более высокой стадии жизни, должно быть, был вызван размножением, поскольку образовались бы скопления биофорид, неинтегрированных, но связанных масс.

Таким образом, порог микроскопической видимости постепенно был бы достигнут и преодолен, но — если исходить из современных бактерий — задолго до этого времени внутри колонии *Biophoridae* произошла бы дифференциация биофоров по принципу разделения труда. Этот первый шаг к более высокой организации, вероятно, должен был занять огромные периоды времени, поскольку, прежде чем могла произойти какая-либо дифференциация и принести какие-либо преимущества, неинтегрированные совокупности биофоров сначала должны были стать упорядоченными и сформироваться в устойчивую ассоциацию с определенной формой и определенной структурой, несколько аналогичную сферическим колониям клеток *Magosphaera* или *Pandorina*. Только тогда был сделан дальнейший шаг к дифференциации отдельных биофоров, образующих колонию, и это сравнимо с видом *вольвокса* среди низших водорослей. Постепенное восхождение этих колоний биофоров должно, таким образом, быть отнесено к принципам, которым мы приписываем восхождение высших форм жизни ко все более высоким и все новым дифференциациям; принципам разделения труда и отбора.

Эти дифференцированные колонии биофоров приблизили нас к низшим известным организмам, среди которых есть такие, о существовании которых мы можем сделать вывод только по их патологическим эффектам, поскольку мы не смогли сделать их видимыми. Бациллу кори еще никто не видел, но мы не можем сомневаться в ее существовании, и мы должны предположить, что существуют бациллы таких чрезвычайно малых размеров, что мы никогда не сможем их увидеть, даже с помощью самых усовершенствованных методов окрашивания и самых прочных линз.

Эти безъядерные Монеры приводят к стадии образования ядра, а это сразу же подразумевает клетку. Поскольку, на наш взгляд, ядро является прежде всего хранилищем "первичных составляющих" (*Анлагена*), его происхождение должно было начаться в тот момент, когда дифференцировка клеточного тела достигла такой степени дифференцировки его частей, что механическое разделение на две половины было уже невозможно, и что двум продуктам деления, если каждый из них должен был развиваться в новое и неповрежденное целое, требовался резерв примордий (*Анлагена*), чтобы дать начало недостающим частям. Поскольку эта более высокая дифференциация привела бы к превосходству над низшими формами жизни в том смысле, что они сделали бы возможным использование новых условий жизни, но, с другой стороны, могли бы выжить только в том случае, если бы в то же время была введена дифференциация резерва первичных составляющих, то есть ядра, развитие ядра можно отнести к принципу полезности, к которому мы проследили эволюцию всех высших и более дифференцированных форм жизни. Но едва ли было бы выгодно пытаться детально проследить первые шаги в развитии организации под контролем процессов отбора, поскольку мы слишком мало знаем о жизни простейших организмов, чтобы быть в состоянии судить, насколько их дифференциация полезна для улучшения их жизнедеятельности.

Это было бы смелым предприятием даже в отношении одноклеточных организмов, и только в случае многоклеточных организмов мы можем говорить с большей уверенностью и действительно признать изменение внешних условий в самом общем и всеобъемлющем смысле как фундаментальную причину длительных вариаций органических форм. Здесь мы можем с уверенностью различать прямое и косвенное воздействие внешних воздействий и видим, как эти источники вариаций взаимодействуют друг с другом. Самой низкой и глубокой причиной вариаций, без сомнения, является прямое воздействие изменившихся условий. Без этого у косвенного воздействия не было бы рычага, с помощью которого можно было бы действовать, поскольку отсутствовали бы примитивные зачатки вариации, и накопление их посредством личного отбора не могло бы иметь места. Это примитивный характер живой субстанции — быть изменчивой, то есть быть способной в некоторой степени реагировать на изменяющиеся внешние условия и изменяться в соответствии с ними, или — как мы могли бы также сказать — быть способной существовать во многих очень похожих, но не идентичных комбинациях веществ, и мы должны представить, что даже первые биофоры, возникшие в результате самопроизвольного зарождения, отличались в зависимости от условий, при которых они возникли, и от веществ, из которых они произошли. И от каждого из этих слегка отличающихся начал в ходе размножения путем деления должно было образоваться целое генеалогическое древо расходящихся вариаций примитивных биофорид, поскольку немыслимо, чтобы все потомки постоянно оставались в тех же условиях жизни, в которых они возникли. Ибо каждое постоянное изменение условий существования, и особенно питания, должно было включать в себя изменение конституции организма, жизненные процессы которого, и особенно восстановление его организма, зависели от этих условий.

Но внешние воздействия, которым подвергались потомки определенной формы жизни, никогда не оставались постоянно одними и теми же. С течением времени с похолоданием земли менялись не только поверхность земли и ее климатические условия, но и горы возникали и снова выравнивались, старые поверхности суши исчезали из виду или появлялись снова и так далее; все это, конечно, сыграло свою роль в трансформации форм жизни, но в сколько-нибудь значительной степени только на более поздней стадии, когда уже существовали высокодифференцированные организмы. Эти неизвестные примитивные зачатки жизни, должно быть, были вынуждены расходиться в различные вариации из-за различных условий одного и того же места, в котором они жили.

Давайте представим себе простейшую микроскопическую монеру, обитающую в иле морского побережья и обладающую способностью ассимиляции, подобной растительной, и мы увидим, что их неограниченное размножение вызвало бы различия в питании, поскольку те, что лежат выше, освещались бы ярче, чем те, что ниже, и, следовательно, были бы лучше питаемы и, следовательно, передавали бы вызванные таким образом вариации своему потомству, возникшему в результате деления. Таким образом, возможно, что даже более или менее благоприятное положение в отношении света привело бы к происхождению двух различных рас от одной и той же родительской формы, и, как это возможно в случае света, так же это возможно и в отношении всех влияний, вызывающих вариации в организме.

Мы уже видели, что вариации в низших (безъядерных) формах жизни, вызванные прямым влиянием жизненных процессов, могут напрямую передаваться потомкам, но у всех тех, чьи тела уже дифференцировались в зародышевую- или идиоплазматическую-субстанцию, в отличие от соматической субстанции в более ограниченном смысле, эта наследственная передача возможна только в случае вариаций зародышевой плазмы, а *наследственные* вариации вида могут возникать только окольным путем воздействия на зародышевую плазму. Тело (сома) может изменяться под воздействием внешних факторов, в результате использования или неиспользования органа, но изменения такого рода не передаются; они не становятся постоянным достоянием вида, а прекращаются вместе с индивидуумом; это временные изменения.

Таким образом, только благодаря тем внешним воздействиям, включая воздействия сомы самого организма, которые воздействовали на зародышевую субстанцию либо в целом, либо на определенные из ее первичных составляющих, возникли наследственно передаваемые вариации организма, и мы уже подробно обсуждали, как особые вариационные тенденции могут возникать в результате борьбы частей внутри зародышевой плазмы, что может дать преимущество определенным группам первичных составляющих. И этих тенденций самих по себе достаточно, чтобы заставить конкретный тип изменяться все дальше и дальше в заданных направлениях.

Тем не менее, бесконечное разнообразие форм жизни никогда не могло бы возникнуть только этим путем, если бы не было другого — *косвенного* — эффекта изменчивых внешних воздействий.

Это связано с тем, что вариации прямого происхождения рано или поздно приобретают влияние на определение жизнеспособности своих обладателей, либо увеличивая, либо уменьшая его. Именно это, в сочетании с неограниченным размножением особей, дает основу принципу трансформации, введение которого в науку является бессмертной заслугой Чарльза

Дарвина и Альфреда Рассела Уоллеса: *принцип отбора*. Мы видели, что этот принцип может иметь гораздо более всеобъемлющее значение, чем приписывалось ему любым из этих двух натуралистов; что существует не просто борьба между особями, которая приводит к их адаптации к окружающей среде путем сохранения тех, которые изменяются наиболее благоприятным образом, и отбрасывания тех, которые изменяются неблагоприятным образом, но что существует аналогичная борьба между частями этих особей, которая, как показал Вильгельм Ру, влияет на адаптацию частей к их функциям, и что следует предположить, что эта борьба происходит даже между детерминантами и биофорами зародышевой плазмы. Таким образом, происходит зародышевый отбор, конкуренция между меньшими и более крупными частицами зародышевой плазмы за пространство и пищу, и именно в результате этой борьбы возникают те определенные и целенаправленно направленные вариации особи, которые передаются, потому что они находятся в бессмертной зародышевой плазме, и без которых адаптация особей в том смысле и в той степени, в какой мы ее фактически наблюдаем, была бы совершенно немыслима. Я попытался показать, что вся эволюция живого мира в основном управляется процессами отбора, поскольку адаптация частей друг к другу и целого к условиям жизни не может быть мыслима как возможная иначе, как с их помощью, и что все колебания организма, от самых низших до высших, направляются по определенным путям этим принципом, "выживанием наиболее приспособленного". На этом заканчивается весь спор о том, существуют ли индифферентные "признаки", которые не оказывают влияния на существование вида, поскольку даже признаки, наиболее индифферентные для вида, не могут быть поняты как возможные. человек" не существовал бы, если бы зародышевые составляющие (детерминанты), которые его обуславливают, не одержали победы в борьбе за существование над другими себе подобными, и даже "индифферентные" признаки, зависящие исключительно от климатических или других внешних воздействий, обязаны своим существованием процессам зародышевого отбора, поскольку победили те элементы соответствующих детерминант, которые лучше всего развивались под такими воздействиями. Но если вариации, вызванные таким образом внешним воздействием, возрастают настолько, что становятся вредными для выживания их носителей, то они либо устраняются личным отбором, либо, если это больше невозможно, приводят к вымиранию вида. Таким образом, множество мелких индивидуальных вариаций, которые, вероятно, встречаются у каждого вида, но которые больше всего поражают нас в Человеке, — различия в развитии рта, носа и глаз, в волосах, в цвете кожи и т. Д., Поскольку они не имеют значения в борьбе за существование, — зависят от процессов зародышевого отбора, который допускал большее развитие одной группы детерминант или одного вида биофора в одном случае, другого - в другом. Пропорциональная сила элементов зародышевой плазмы не сразу теряется, а передается последующим поколениям, и таким образом передаются даже эти "индифферентные" признаки.

Очевидно, что, если принцип отбора вообще действует в природе, он должен действовать везде, где живые единицы борются друг с другом за одни и те же жизненные потребности, за пространство и пищу, и эти единицы необязательно должны быть личностями, но могут представлять любую категорию жизненных единиц, от мельчайших невидимых единиц до самых крупных. Ибо во всех этих случаях заданы условия процесса отбора: индивидуальная изменчивость, питание и размножение, передача достигнутого преимущества и, с другой стороны, ограничение условий существования - особенно пищи и пространства. Возникающая в результате борьба за существование в каждой категории жизненных единиц должна быть наиболее острой между отдельными представителями каждой категории, как с самого начала

подчеркивал Дарвин в случае с видами, и постоянные вариации вида живых единиц могут быть вызваны только такого рода борьбой. Следовательно, строго говоря, мы должны различать столько видов процессов отбора, сколько существует категорий живых единиц, и они не могут быть резко отделены друг от друга, если не считать того факта, что мы должны делать выводы о многих из них и не можем распознать их градации. Здесь, как и везде, мы должны разделить непрерывность природы на искусственные группы, и, по-видимому, лучше всего предположить и различать четыре основных уровня процессов отбора, соответствующих наиболее выдающимся и значимым категориям жизненных единиц, а именно: зародышевый, Гистональный, Личностный и Клубнелуковичный Отбор.

Гистонный отбор включает в себя все процессы отбора, которые происходят между элементами тела (сома), в отличие от зародышевой плазмы, многоклеточных и метафиты, не только между "тканями" в более строгом смысле, но также между частями тканей, то есть низшими жизненными единицами, из которых они состоят, и которые Вильгельм Ру, когда опубликовал свою *Борьбу частей* ("Борьба частей"), назвал "молекулами". Это происходит между всеми частями тканей вплоть до низшие жизненные единицы, биофоры. Под гистональным отбором мы должны также понимать процессы отбора, которые происходят между элементами простейших организмов и посредством которых они постепенно достигли большей сложности структуры и возросших функциональных возможностей. До тех пор, пока не было дифференцировано особое наследственное вещество, вариации, которые возникали у простейших организмов в результате процессов отбора такого рода, обязательно передавались потомкам, но после того, как эта дифференцировка произошла, этого больше не могло происходить — "приобретенные" модификации сомы больше не передавались, и важность гистонального отбора была ограничена индивидуумом. Но эта форма отбора должна иметь величайшее значение в отношении адаптации частей, которые развиваются из яйцеклетки, особенно в ходе развития, и она также необходима на протяжении всей жизни для поддержания равновесия частей и их адаптации к различной степени требуемой от них функции (использование и неиспользование). Но его влияние не выходит непосредственно за пределы жизни индивида, поскольку оно может вызвать лишь "временные" модификации, то есть изменения, которые прекращаются вместе с жизнью индивида.

Противоположностью этому является Зародышевый отбор, который зависит от борьбы частей зародышевой плазмы и, таким образом, происходит только у организмов с дифференцировкой соматоплазмы и зародышевой плазмы, особенно у всех многоклеточных и метафитов, образуя у них основу всех наследственных вариаций. Но не всякая индивидуальная вариация, вызываемая зародышевым отбором, сохраняется и постепенно распространяется по всему виду, ибо, за исключением уже упомянутых нами случаев, когда побеждают индифферентные вариации, которым благоприятствуют внешние обстоятельства, это происходит только в том случае, если рассматриваемые вариации полезны для их носителя, особи. Любая вариация, какой бы она ни была, может возникнуть у конкретной особи исключительно в результате зародышевого отбора, но только высшая форма отбора — Персональный отбор — решает, сохранится ли вариация и распространится ли на множество потомков, чтобы в конечном итоге она стала общим достоянием вида. Таким образом, зародышевый и личностный отбор постоянно взаимодействуют, так что зародышевый отбор постоянно представляет наследственные вариации, а личностный отбор отвергает те, которые вредны, и принимает те, которые полезны. Я не буду повторять какое-либо изложение того удивительного способа, которым личный отбор реагирует на зародышевый отбор и препятствует тому, чтобы он

продолжал предлагать неблагоприятные вариации, и заставляет его давать начало тому, что благоприятно во все возрастающей потенции. Хотя он, по-видимому, отбирает только наиболее приспособленных особей для размножения, на самом деле он отбирает благоприятные id-комбинации зародышевой плазмы, то есть те, которые содержат наибольшее количество благоприятно изменяющихся детерминант. Мы видели, что это зависит от множества id в зародышевой плазме, поскольку каждый первичный компонент организма представлен в зародышевой плазме не один раз, а много раз, и это всегда половина гомологичных детерминант, содержащихся в зародышевой плазме индивидуума, которые достигают каждой из его зародышевых клеток, причем всегда в разной комбинации. Таким образом, с отбраковкой индивидуума путем личного отбора, определенная комбинация идентификаторов, определенный вид зародышевой плазмы на самом деле удаляются и, таким образом, предотвращается какое-либо дальнейшее влияние на эволюцию вида. Таким образом, в конечном счете происходит влияние на сам зародышевый отбор, потому что в зародышевой плазме остаются непроецированными только те идентификаторы, детерминанты которых изменяются в полезных для вида направлениях. Таким образом, происходит то, что до недавнего времени считалось невозможным: условия жизни порождают полезные направления изменения, не прямо, конечно, но косвенно.

Мы можем выделить в качестве четвертой степени отбора Клубнелуковичный отбор, то есть процесс отбора, который влияет на адаптацию запасов животных и растений или клубнелуковиц и который зависит от борьбы колоний между собой. Это отличается от личного отбора только тем, что определяет не пригодность отдельного человека, а пригодность племени в целом. Совершенно безразлично, являются ли соответствующие запасы запасами в реальном материальном смысле или только в метафорическом смысле участия в общей жизни большой семьи, разделенной разделением труда. В обоих случаях, как у полипа, так и у термита или муравьиной колонии, коллективная зародышевая плазма со всеми ее различными личностными формами - это то, что отвергается или принимается. Различие между этим кормовым отбором и индивидуальным отбором, следовательно, не очень глубокое, потому что и здесь в конечном итоге отбираются два половых животных, причем не только по их видимым признакам, но и по их невидимым признакам, а именно тем, которые определяют в их зародышевой плазме строение их бесполого потомства или, в случае полипов, их бесполого размножения потомков.

Мы осмеливаемся утверждать, что все в мире организмов, что обладает постоянством и значимостью, зависит от адаптации и возникло в результате просеивания появившихся вариаций, то есть путем отбора. Все есть адаптация, от самого маленького и простейшего до самого большого и сложного, ибо, если бы этого не было, оно не смогло бы выстоять, а погибло бы. Принцип, который Эмпедокл провозгласил в своей своеобразной и фантастической манере, является доминирующим, и я должен настаивать на том, против чего так часто возражали как против преувеличения, — что все зависит от адаптации и управляется процессами отбора. С первых зачатков жизни и до ее высшей точки возникало только то, что было целенаправленным, потому что живые единицы на каждой ступени постоянно отбирались в соответствии с их полезностью, и непрерывная борьба за существование постоянно производила наиболее приспособленных и благоприятствовала им. От этого зависит не только бесконечное разнообразие форм жизни, но также, и главным образом, тесно связанный с этим прогресс организации.

Это нельзя доказать в отношении каждого отдельного случая, но можно показать в основном, что достижение более высокой ступени организации также подразумевает преобладание в борьбе за существование, потому что это открывает новые возможности для жизни, приспособления к ситуациям, которые ранее не использовались, источники пищи или места убежища. Таким образом, ряд низших позвоночных поднялись из воды на сушу и приспособились к жизни на суше или в воздухе, сначала в виде неуклюже передвигающихся саламандр, но позже в виде активно прыгающих лягушек; таким же образом другие потомки рыб приобрели достаточную силу конечностей, чтобы поднимать облегченное тело от земли, и таким образом достигли быстрой походки ящериц, молниеносных прыжков древесных агам, кратковременного пикирования летающих драконов и, в конечном счете, непрерывного полета, который мы находим у летающих птиц. Ящеры и примитивные птицы юрского периода, а также птицы и летучие мыши наших дней.

Очевидно, что каждая из этих групп по мере своего возникновения завоевывала новую область жизни, и во многих случаях она была такой обширной и содержала столько особых возможностей, что происходили многочисленные подчиненные адаптации, и группа распадалась на множество видов и родов, даже на семейства и отряды. Все это произошло не из-за какого-то определенно направленного принципа эволюции таинственной природы, который побуждал их изменяться в этом направлении и ни в каком другом, а исключительно из-за соперничества всех форм жизни и живых единиц, с их огромным и непрерывным размножением, в борьбе за существование. Они были и до сих пор вынуждены приспособляться к каждой новой возможности жизни, доступной им; они способны делать это благодаря способности низших жизненных единиц зародыша развивать многочисленные вариации; и они обязаны делать это, потому что из бесконечного числа потомков всех степеней жизненной единицы выживают только наиболее приспособленные.

Таким образом, высшие типы время от времени отделялись от низших, хотя родительский тип не обязательно исчезал; на самом деле он не мог исчезнуть, пока сохранялись условия его жизни; только лишние члены родительской формы приспособлялись к новым условиям, и поскольку во многих случаях они требовали более высокой организации, возникало подобие общего восходящего развития, которое имитировало принцип эволюции всегда вверх. Но мы знаем, что на многих этапах этого долгого пути были станции, на которых отдельные группы останавливались и снова возвращались на более низкие ступени организации. Такого рода отступление почти неизменно было вызвано паразитическим образом жизни, и во многих случаях это вырождение зашло так далеко, что трудно распознать родство паразита со свободноживущими предками и ближайшими родственниками. Многие паразитические ракообразные, такие как ризоцефалиды, лишены почти всех типичных характеристик тела ракообразных и обходятся не только без сегментации, головы и конечностей, но также желудка и кишечника. Как мы видели, они питаются подобно низшим грибам, высасывая соки своих хозяев с помощью похожих на корни выростов из того места, где раньше был рот. Тем не менее, их родство с циррипедами может быть доказано по их личиночным стадиям. Однако в почках каракатиц паразитируют дициемиды, в отношении которых натуралисты даже сейчас не определились, должны ли они сами по себе образовывать низший класс между одноклеточными животными и многоклеточными, или же они выродились, по причине своего паразитизма, из плоских червей до простоты строения, неизвестной нигде. Они состоят всего из нескольких внешних клеток, которые окружают единственную большую внутреннюю клетку, не обладают никакими органами: ни ртом, ни кишечником, ни нервной системой, ни особыми

репродуктивными органами. Но хотя дегенерация не может быть доказана в этом случае, она может быть с абсолютной уверенностью доказана в сотнях других случаев, как, например, у ракообразных, принадлежащих к отряду веслоногих ракообразных, паразитирующих на рыбах, у которых мы находим все возможные стадии дегенерации в зависимости от степени паразитизма, то есть в большей или меньшей степени зависимости от хозяина; ибо органы дегенерируют и исчезают в точной пропорции к потребности в них, и они, таким образом, показывают нам, что дегенерация также находится под влиянием адаптации.

Таким образом, регрессивная эволюция также основана на способности живых единиц реагировать на изменяющиеся воздействия вариациями и на выживании наиболее приспособленных.

Таким образом, корни всех преобразований организмов лежат в изменениях внешних условий. Давайте предположим на мгновение, что они могли бы оставаться абсолютно одинаковыми начиная с эпохи самопроизвольного зарождения и далее, тогда никаких вариаций любого рода и никакой эволюции не произошло бы. Но поскольку это непостижимо, поскольку даже простой рост первого живого вещества должен был подвергнуться различным видам биофоров, составляющих его, различным воздействиям, вариации были неизбежны, как и их результат — эволюция одушевленного мира организмов.

Внешние воздействия на каждом этапе оказывали двойное воздействие на каждый уровень жизненной единицы, а именно, непосредственно вызывая вариации, и отбирая или устраняя их. Не только биофоры, но и каждая стадия их сочетания, гистологические элементы, хлорофилловые тельца, мышечные диски, клетки, органы, особи и колонии могут не только изменяться под воздействием внешних воздействий, которым они подвергаются, но и могут направляться ими по особым путям вариации, так что среди возникающих вариаций некоторые лучше приспособлены к условиям, чем другие, и они лучше развиваются, и, таким образом, только они образуют основу дальнейшей эволюции. Таким образом вырабатываются определенные тенденции эволюции, которые движутся не слепо и жестко вперед, подобно локомотиву, раз навсегда привязанному к железной дороге, а скорее в точном соответствии с внешними условиями, подобно беспрепятственному пешеходу, который прокладывает свой путь через холмы и долины там, где это ему больше подходит.

Конечными силами, действующими в осуществлении этой многогранной эволюции, являются известные - и хотя мы пока этого не осознаем, возможно, неизвестные — химико—физические силы, которые, безусловно, работают только в соответствии с законами; и то, что они способны достигать таких удивительных результатов, объясняется тем фактом, что они связаны в особые и часто очень сложные комбинации различного рода и, таким образом, соответствуют тому же типу регулируемых механизмов, что и те, которые обуславливают работу любой машины, созданной человеком. Все сложные эффекты зависят от взаимодействия сил. Это видно, прежде всего, по химическим сочетаниям, характер которых полностью зависит от количества и расположения элементарных веществ, из которых они состоят; атомы углерода, водорода и кислорода, составляющие сахар, также могут соединяться с образованием углекислого газа и воды или спирта и углекислого газа; и то же самое верно, если мы поднимаемся от наиболее сложных, но все еще неодушевленных органических молекул к тем химическим сочетаниям, которые в еще более высокой форме обуславливают явления жизни, к низшим живым единицам, биофорам. Эти последние отличаются не только наличием жизни, но и сами могут

появляться в многочисленных комбинациях и могут объединяться между собой, образуя более высокие единицы, характеры и эффективность которых будут зависеть от этих комбинаций. Точно так же, как человек может приспособливать различные металлические конструкции, такие как колеса, пластины, цилиндры и главные пружины, к комбинации, которую мы называем часами и которая измеряет время для нас, так и биофоры различных видов в живом организме могут образовывать комбинации второй, третьей и т.д. степени, которые выполняют различные функции, необходимые для жизни, и благодаря их специфическому, определенному сочетанию элементарных сил.

Но если спросить, что заменяет человеческий интеллект в этих целенаправленных сочетаниях первичных сил, мы можем только ответить, что здесь присутствует саморегуляция, зависящая от характеристик первичных жизненно важных частей, а это означает, что эти последние изменяются под воздействием внешних воздействий и отбираются под воздействием внешних воздействий, то есть выбираются для выживания или исключаются из него. Таким образом, всегда должны получаться комбинации живых единиц, соответствующие ситуации на данный момент, поскольку никакие другие не могут выжить, хотя, как мы видели, они должны возникнуть. Таков наш взгляд на причины эволюции мира организмов; живую субстанцию можно сравнить с пластичной массой, которая разливается по широкой равнине и в своем непрерывном течении приспособляется к любой неровности, затекает в каждое отверстие, покрывает каждый камень или столб, оставляя точную их модель, и все это просто благодаря своему строению, которое сначала является текучим, а затем становится твердым, и форме поверхности, по которой оно течет.

Но не только поверхность в нашей аналогии определяет форму органического мира; мы должны принимать во внимание не только внешние условия существования, но также строение текучей массы, самой живой субстанции, на каждой стадии ее эволюции. Комбинация живых единиц, образующих организм, различна на каждой стадии, и именно от этого зависит его дальнейшая эволюция; это различие определяет, какой *может* быть его дальнейшая эволюция, но условия жизни определяют, какой она *должна* быть в конкретном случае. Таким образом, в определенном смысле, именно с первыми биофорами, возникшими в результате самопроизвольного зарождения, был определен весь органический мир, поскольку их происхождение включало не только физическое строение, которым были ограничены вариации организма, но и внешние условия с их изменениями до настоящего времени, к которым организмы должны были приспособливаться. Не может быть никаких сомнений в том, что на другой планете с другими условиями жизни возникли бы другие организмы, которые сменяли бы друг друга разнообразными сериями. Например, на планете Марс, с ее совершенно иными условиями в отношении соотношения веса и объема химических элементов и их комбинаций, живое вещество, если бы оно вообще могло возникнуть, имело бы другой химический состав и, следовательно, обладало бы другими свойствами и, без сомнения, также совершенно иными возможностями дальнейшего развития и трансформации. Следовательно, высокоразвитый мир организмов, который, как мы можем предположить, существует на Марсе, главным образом на основании наличия замечательных прямых каналов, открытых Скиапарелли, следует рассматривать как сильно отличающийся от земного живого мира.

Но на земле все не могло сильно отличаться от того, что есть на самом деле, даже если мы во многом допустим случайность и предположим, что форма морей и континентов могла быть совершенно иной, складчатость поверхности в горы и долины, образование разломов и трещин

с извергающимися из них вулканами не обязательно должны были происходить именно так, как это произошло. В этом случае многие виды никогда бы не возникли, но их место заняли бы другие; в целом, одни и те же типы видовых групп сменяли бы друг друга в истории земли. Предположим, что Сандвичевы острова, как и многие другие подводные вулканы, никогда не поднимались над поверхностью моря, тогда эндемичные виды улиток, птиц и растений, которые сейчас обитают там, не могли возникнуть, и если бы вулканическая группа Галапагосских островов поднялась из моря не в их настоящем положении, а на сорок градусов южнее или севернее, или на 1000 километров западнее, тогда она приняла бы других колонистов, и, вероятно, их было бы меньше, и сейчас там была бы обнаружена другая группа эндемичных видов. Но, тем не менее, существовали бы наземные улитки и сухопутные птицы, и в целом мы можем сказать, что как вымершие, так и ныне существующие группы организмов возникли бы даже при различных формациях суши и моря, высотах и глубинах, климатических изменениях, подъемах и впадинах земной коры, по крайней мере, в той мере, в какой они являются приспособлениями к более общим условиям жизни, а не к специализированным. Великая адаптация к плаванию в море, например, должна была иметь место в любом случае; возникли бы плавающие черви, плавающие полипы (Medusae), плавающие позвоночные; наземные животные также эволюционировали бы, с одной стороны, от предков червей в форме суставчатых животных и наземных или пресноводных червей, и снова от предков рыб. Воздушные животные также, несомненно, эволюционировали бы, даже если бы земли имели совершенно иную форму и границы, и я не знаю причин, по которым адаптация к полету не должна была предприниматься столь многими различными способами, какими это фактически было предпринято столь многими различными группами — насекомыми, рептилиями (летающие ящеры юрского периода), вымершими *археоптериксами*, птицами и летучими мышами среди млекопитающих.

Мы можем ясно проследить в каждой группе стремление не только как можно дальше расселиться по максимально доступной для нее части поверхности земли, но и приспособиться ко всем возможным условиям жизни, насколько хватит способности к адаптации. Это совершенно очевидно из того факта, что такие разнообразие группы стремились подняться от жизни на земле к жизни в воздухе и более или менее преуспели в этом, и мы можем видеть одно и то же во всех видах групп. Почти повсюду мы находим виды и группы видов, которые освобождаются от общих условий жизни в своем классе и приспособляются к совершенно иным условиям, которым структура класса в целом, по-видимому, ни в малейшей степени не соответствует. Таким образом, млекопитающие дышат легкими, и их конечности, очевидно, приспособлены для передвижения по твердой земле, однако некоторые группы вернулись к водному образу жизни, как, например, семейство выдр и отряды тюленей и китов. Таким образом, среди насекомых, приспособленных к прямому дыханию воздухом, определенные семейства и стадии развития вернулись к водному образу жизни и развили дыхательные трубки, посредством которых они могут всасывать воздух с поверхности воды в свою трахейную систему, или так называемые трахейные жаберы, в которые диффундирует воздух из воды. Но наиболее убедительным доказательством способности организма к адаптации является тот факт, что возможностью паразитической жизни внутри других животных пользуются наиболее полным образом и самые разнообразные группы, и что их тела демонстрируют самые удивительные и далеко идущие приспособления к особым условиям, преобладающим в телах других животных. Мы уже упоминали о высокой степени, достигнутой этими адаптивными изменениями, о том, как паразит может полностью отклоняться от типа своего семейства или

отряда, так что его родство трудно распознать. Это сделали не только многочисленные виды плоских и круглых червей, но мы находим множество паразитов среди большого класса ракообразных; некоторые из них есть среди пауков, насекомых, медузообразных и улиток, и есть даже единичные случаи среди рыб.

Если мы примем во внимание количество препятствий, которые приходится преодолевать при существовании внутри других животных, и то, насколько трудным и зависящим от случая должно быть даже проникновение в такое место, как, например, кишечник, печень, легкие или даже мозг или кровь другого животного, и когда, с другой стороны, мы точно знаем, как сейчас все регулируется для каждого паразитического вида, чтобы его существование было обеспечено, несмотря на его зависимость от случая, мы, несомненно, должны составить высокую оценку пластичности форм жизни и их приспособляемости. И это впечатление только укрепляется, когда мы вспоминаем, что большинство внутренних паразитов не проходит непосредственно от одного хозяина к другому, но сделать это только с помощью их потомки, и эти потомки, тоже должны пройти самые далекие и часто неожиданные коррективы в его отношении их распределения, их проникновения в нового хозяина, и их миграцию и изменение формы внутри него, если существование вида, чтобы быть обеспеченным.

Мы испытываем искушение изучить эти отношения более внимательно; но сейчас пришло время подвести итоги, и мы больше не должны теряться в обилии деталей. Более того, история жизни многих паразитов, и ленточного червя в частности, широко известна, и любой может легко дополнить историю, о которой мы дали лишь общие сведения. Я просто хочу указать, что у паразитических животных существует широкий спектр форм жизни, у которых наиболее точная адаптация к условиям происходит почти в каждом органе и, конечно, на каждой стадии жизни самым заметным и отчетливым образом. В предыдущей части этих лекций мы извлекли из изучения разнообразных средств защиты, с помощью которых растения и животные обеспечивают свое существование, впечатление, что все, что подходит для достижения своей цели (*Das Zweckmässige*), не зависит от случайности в своем происхождении, но что любая адаптация, которая вообще находится в пределах возможностей вида, возникнет, если для этого будет какой-либо повод. Это впечатление заметно усиливается, когда мы думаем об истории жизни паразитов, и мы обнаружим, что наш взгляд на адаптации, возникающие не в результате отбора неопределенных вариаций, а в результате вариаций в определенном направлении, будет подтвержден. Адаптации, столь разнообразные и следующие одна за другой в таком неизменном порядке, как в истории жизни ленточного червя, печеночной двуустки или *саккулины*, никак не могут зависеть от чистой случайности.

Тем не менее, случайность действительно играет определенную роль в адаптациях и видовых трансформациях, и это не только в отношении фундаментальных процессов внутри зародышевой плазмы, но и в связи с более высокими стадиями процессов отбора, как я уже кратко указал. После публикации моей гипотезы о зародышевом отборе было торжественно отмечено, что я наконец был вынужден признать наличие филетической эволюционной силы, "определенно направленной" вариации Негели и Аскенази. Этот упрек — если позволить себе быть убежденным, что это упрек — основан на серьезном недоразумении. Мои "изменения в определенном направлении" не относятся к эволюции органического мира в целом. Я не предполагаю, как это сделал Негели, что все получилось бы по существу так, как получилось на самом деле, даже если бы условия жизни или их последовательность на земле были совершенно иными; я полагаю, что органический мир, его классы и отряды, его семейства и

виды отличались бы от тех, которые существовали на самом деле, как по последовательности, так и по внешнему виду, пропорционально тому, насколько отличались условия жизни. Моя "вариация в определенном направлении" не предопределена с самого начала, не является, так сказать, исключительной, но многогранна; каждая детерминанта зародышевой плазмы может изменяться в положительном или отрицательном направлении и может продолжаться при определенных обстоятельствах в однажды начатом направлении, но ее компоненты, различные биофоры, могут делать то же самое, и точно так же группы, большие и меньшие, биофоров, которые образуют зачатки (*Анлаген*) органов внутри зародышевой плазмы. Таким образом, для каждой части целостного организма доступно чрезвычайно большое количество вариационных тенденций, и как только вариация принесет пользу, она возникает — при условии, что она находится в пределах возможностей физического строения вида. Это происходит потому, что его потенциальные возможности уже присутствуют, но оно сохраняется и следует определенным курсом, потому что это тот, которому отдают предпочтение. Другими словами, в первую очередь он фиксируется только зародышевым отбором, но затем предпочтительнее личным отбором по сравнению с вариантами, идущими параллельно с ним. По моему мнению, определенное направление случайных зародышевых вариаций определяется только преимуществом, которое это дает виду в отношении его способности к существованию. Но, согласно Негели, направление изменения совершенно не зависит от его полезности, которая может существовать, а может и не существовать. С точки зрения Негели, мы никогда не могли понять преобладающую адаптацию, но если полезность варианта сама по себе достаточна для того, чтобы поднять ее до уровня устойчивой вариационной тенденции, тогда мы это понимаем.

Много лет назад (1883) я сравнил этот вид со странником, перед которым раскинулась огромная неизмеримая земля, по которой он волен выбирать любой путь, который ему больше нравится, и в которой он может пребывать где угодно и так долго, как ему заблагорассудится. Но хотя он может уйти или остаться исключительно по своей собственной воле, все же в любое время его уход или пребывание будет определяться — это должно быть так и не может быть иначе — двумя факторами: во-первых, доступными в каждом месте путями - возникающими вариациями — и, во-вторых, перспективами, которые открывает перед ним каждый из этих доступных путей. Он стремится к спокойному месту жительства, которое обеспечило бы ему комфортное существование, поскольку его прежний дом был испорчен для него растущей дороговизной или слишком большой конкуренцией. Даже направление его первого путешествия не будет зависеть от случая, поскольку из множества доступных путей он выберет тот, который ведет к пригодному для жилья и не слишком многолюдному месту. Если это достигнуто — то есть, если вид адаптировался к новым условиям, — колонист обустраивает там свое жилище и остается там до тех пор, пока обеспечиваются комфортное существование и компетентность; но если они его подводят, если зерна становится мало, или если цены растут, или если вспыхивает опасная эпидемия, тогда он решает отправиться в новое странствие и снова выберет среди множества доступных путей тот, который предлагает ему перспективу самого быстрого и надежного выхода из угрожаемого региона и ведет его в другой, где он может жить без риска. Там он тоже будет оставаться до тех пор, пока ему будет комфортно и он не будет подвергаться нужде или опасности, ибо вид в целом трансформируется только тогда, когда это необходимо. И так будет продолжаться *до бесконечности*; путешественник, когда его отпугнут от одного места обитания, сможет продолжить свое путешествие во многих направлениях, но он всегда будет выбирать тот путь, который предлагает ему наилучшие перспективы комфортного поселения, и будет следовать по нему только до ближайшего подходящего места жительства, и никогда

дальше. Трансформация вида продолжается только до тех пор, пока он снова полностью не адаптируется. Таким образом, в течение многих лет он пересечет большое количество различных мест, которые, взятые вместе, могут лежать в странном и непонятном направлении, но этот путь, тем не менее, возник не из простой прихоти, а из двоякой необходимости начать с данного места — того, в котором он ранее жил, — из строения вида, и, во-вторых, выбрать наиболее многообещающий из множества доступных путей.

Но случай действительно играет определенную роль в определении маршрута путешественника, поскольку от него зависит характер условий в окрестностях его предыдущего места жительства, когда он будет вынужден совершить новый переезд; ибо эти условия меняются, колонии расширяются или обезлюдывают, город, который раньше был дешевым, становится дорогим, конкуренция усиливается или ослабевает, вспыхивают или исчезают болезни; короче говоря, шансы на приятное пребывание в определенном месте могут измениться и заставить странника, который собирается покинуть свое жилище, избрать направление, отличное от того, которое он, вероятно, выбрал бы, и т. д. скажем, десятью годами раньше.

Аналогию можно было бы продолжить, например, для иллюстрации возможности разделения вида; мы можем предположить, что вместо одного странника существует пара, которая нашла семью на своем первом привале. Дети и внуки растут в большом количестве, и еды становится не хватать. Одна часть потомков все еще находит средства к существованию, но остальные отправляются на поиски нового жилья. В этом случае также для странников открыто множество путей, ведущих в сторону или назад, но только по тем путям, по которым на самом деле и успешно пойдет любая компания из них, которые приведут к пригодному для жилья месту, где возможно поселение. Если кто-то из потомков пойдет по пути, лишенному такой перспективы, они вскоре повернут назад или поддадутся опасностям путешествия.

Мне кажется, что контраст между этим и взглядом Нагели на трансмутацию видов достаточно очевиден. Согласно ему, странник не волен выбирать свой путь, но идет все дальше и дальше по определенной железнодорожной ветке, которая расходится только здесь и там, и невозможно предвидеть, приведет ли эта дорога к райским жилищам или к бесплодным пустошам — путешественники должны просто извлечь максимум пользы из того, что они найдут. Они носят с собой чудесное дорожное снаряжение — что-то вроде *Tischlein' dich*-принцип Ламаркизма, но магическая сила этого весьма сомнительна, и вряд ли этого будет достаточно, чтобы защитить их от жары пустынь, мороза арктических регионов или малярии болот, в которые их вслепую везет локомотив.

Согласно моему мнению, путешественник — то есть биологический вид — всегда имеет большой выбор путей и способен, даже находясь в пути, различить, правильный он выбрал путь или нет; более того, в большинстве случаев один или, может быть, несколько путей ведут к желаемому месту обитания. Но также, несомненно, случается и так, что после долгих странствий и когда пройдено много регионов, компания может, наконец, прибыть в место, которое на первый взгляд вполне пригодно для жизни и привлекательно, но которое с нескольких сторон окружено морем или стремительным потоком. Пока почва остается плодородной, а климат здоровым, все идет хорошо, но когда ситуация в этом отношении меняется, и, возможно, единственный путь назад лежит через болота и пустыни и поэтому непроходим, тогда колония постепенно вымрет — это смерть вида.

Но давайте теперь оставим нашу притчу и исследуем, какие пути на самом деле прошел органический мир в своих преобразованиях, в какой последовательности отдельные формы жизни эволюционировали друг от друга; короче говоря, как на самом деле детально построено генеалогическое древо живого населения этой земли. На это я могу только ответить, что у нас есть много хорошо обоснованных предположений, но реальная уверенность существует только в отношении единичных случаев. Таким образом, генеалогическое древо лошади было прослежено в далеком прошлом, и многое известно о филогении нескольких брюхоногих и головоногих моллюсков, но в отношении генеалогического древа организмов в целом мы можем только строить догадки, многие из которых вероятны, но никогда не бывают полностью уверенными. Палеонтологические записи, которые земная кора сохранила для нас на все века, слишком неполны, чтобы допускать какую-либо достоверность. Многие натуралисты, особенно Эрнст Геккель, оказали хорошую услугу в этом направлении, поскольку из того, что мы знаем о палеонтологии, эмбриологии и морфологии, они построили генеалогические древа различных групп организмов, которые призваны показать нам действительную последовательность животных и растительных форм. Но какими бы интересными ни были эти попытки, они по большей части не могут быть ничем иным, как догадками, и поэтому мне нет необходимости излагать или обсуждать их здесь в каких-либо деталях, поскольку они не могут оказать нам никакой помощи в отношении проблемы происхождения видов, которой посвящены эти лекции. По крайней мере, в отношении животного мира — и случай с растениями, вероятно, очень похож — данные об ископаемых формах подводят нас на ранней стадии. Таким образом, в старейшем и самом глубоком слое, в котором могут быть обнаружены окаменелости, кембрийской формации, уже содержатся ракообразные, животные на относительно высокой стадии организации, которым, должно быть, предшествовал очень длинный ряд предков, от которых не сохранилось никаких следов. Вся основная часть генеалогического древа животных, от низших форм жизни, по крайней мере, до этих примитивных ракообразных, трилобитов, погребена в глубочайших осадочных породах, поднятых с морского дна, кристаллических сланцах, в которых она неузнаваема. Огромное давление и, вероятно, также высокая температура разрушили твердые части, насколько они вообще были, а мягкие части оставили лишь случайные отпечатки даже в более высоких слоях.

Таким образом, от зарождения жизни до образования этой глубочайшей "палеозойской" формации, кембрия, должно быть, прошли огромные периоды времени, поскольку в этот период приходится не только вся цепочка, ведущая от биофорид к происхождению первых одноклеточных, равно как и эволюция самих этих одноклеточных в их различные классы и их интеграция в первые многоклеточные, но и эволюция этих последних во все основные ветви животного царства, как это происходит сейчас, в Губок, морских звезд и других млекопитающих. Их союзники, моллюски, плеченогие и ракообразные, ибо все эти ветви появляются еще в кембрийской формации, и мы можем заключить, что черви, большинство из которых мягкие и вряд ли сохранились, также в изобилии присутствовали в то время, поскольку суставчатые животные, подобные ракообразным, могли произойти только от червей. Более того, у нас есть все основания предполагать, что в кембрийских морях обитали также кишечнополостные, то есть полипы и медузоиды, поскольку их ближайшие родственники с твердым скелетом, кораллы, представлены в следующей выше формации, силурийской. То же самое можно сказать и о рыбах, первые несомненно узнаваемые останки которых, шипы акул, были найдены в силуре. Эти два предположения предполагают долгую подготовительную историю, и, таким образом, мы приходим к уже изложенному выводу, что все ветви животного

царства уже существовали, когда земная кора скрыла в себе первые доступные нам свидетельства о предках нашего современного мира организмов.

Конечно, в то время высшие ветви были представлены только низшими классами, и это особенно верно в отношении позвоночных, так что от образования кембрийских слоев до современного мира организмов должно было произойти очень значительное усложнение структуры и бесконечное разнообразие новых групп. Амфибии, по-видимому, не присутствовали в кембрийские времена; рептилии представлены в каменноугольных слоях, но появляются в изобилии только во вторичные периоды; птицы впервые появляются в юрском периоде, но в совершенно ином обличье (*археоптерикс*), чем современные формы, действительно покрытые перьями, но все еще обладающие хвостом рептилии; позже они встречаются в виде зубатых птиц в меловом периоде, а в третичном периоде они имеют свою нынешнюю форму. Развитие млекопитающих, должно быть, шло почти параллельно развитию птиц, то есть с начала вторичных времен и далее, и их высший и последний представитель появляется, насколько известно исследованиям, только в послеледниковые времена, в дилuviальных отложениях.

К типам, возникшим со времен кембрийского периода, относится класс насекомых с его двенадцатью отрядами и огромным количеством известных видов, которые в настоящее время насчитываются в 200 000. Они проявляются сначала в девоне, а затем в каменноугольном периоде в формах, как и требует наша теория, с *кусающими* ротовыми органами; насекомые с чисто сосательными ротовыми органами - пчелы и бабочки - появляются только в меловых слоях, поскольку именно в это время впервые появились цветы, которые эволюционировали во взаимной адаптации с насекомыми.

Число описанных до сих пор ископаемых видов оценивается примерно в 80 000 — несомненно, это лишь малая часть богатства форм жизни, которые возникали на нашей земле в течение этого длительного периода и которые, должно быть, снова исчезли; ибо очень немногие *виды* переживают геологическую эпоху, и даже роды появляются лишь на более или менее продолжительное время, а затем исчезают навсегда. Но даже от многих более древних классов, таких, например, как цистоиды среди иглокожих силурийских морей, не осталось ни одного живого представителя; и точно так же ихтиозавры или рыбащеры вторичного периода полностью исчезли из нашей современной фауны, а многие другие типы животных, такие как класс брахиопод и покрытые твердой чешуей ганоидные рыбы, почти вымерли и представлены лишь несколькими видами в специально защищенных местах, таких как большие глубины моря или в реках.

Таким образом, невероятное богатство видов животных и растений потенциально содержалось в этих простейших и низших "Биофоридях", которые лежали намного ниже пределов микроскопической видимости — бесконечно большее богатство, чем возникло на самом деле, ибо это лишь малая часть того, что было возможно, и того, что возникло бы, если бы изменения условий жизни и жизненных возможностей пошли другим путем. Чем сложнее структура организма, тем многочисленнее его части, способные к вариациям, и различные направления, в которых он может приспосабливаться к новым условиям; и вряд ли будет оспариваться тот факт, что *потенциально* первые биофориды содержали абсолютно неисчерпаемое богатство форм жизни, а не только тех, которые действительно были эволюционированы. Если бы это было не так, Человек все еще не мог бы создавать новые формы животных и растений, как он постоянно делает среди наших домашних животных и культурных растений, точно так же, как

химик постоянно "создает" в лаборатории новые комбинации, которые, вероятно, никогда еще не встречались или не формировались на земле. Но точно так же, как химик на самом деле не "создает" эти комбинации, а лишь сводит необходимые элементы и их силы воедино в такой комбинации, что они должны объединиться для формирования желаемого нового тела, так и селекционер лишь направляет вариационные тенденции, содержащиеся в зародышевой плазме, и сознательно комбинирует их для получения новой расы. И то, что селекционер делает в узких пределах человеческих возможностей, совершается в свободной природе, в условиях, которые позволяют выживать и размножаться только тому, что пригодно, и таким образом приводят к замечательному результату — как если бы им руководил высший разум — адаптации видов к окружающей среде.

Таким образом, в наше время разрешена великая загадка — загадка происхождения того, что соответствует своему назначению, без участия целенаправленных сил. Хотя мы не можем продемонстрировать и проследить конкретные процессы трансформации и адаптации на всех их этапах с математической точностью, мы можем понять принцип и увидеть факторы, благодаря сотрудничеству которых должен быть достигнут результат. В последнее время вошло в моду, по крайней мере, среди младшей школы биологов, придавать естественному отбору небольшое значение, если, конечно, не рассматривать его как вытесненную формулу; требуются или, во всяком случае, желательны математические доказательства. Я не верю, что мы когда-либо придем к таким доказательствам, но нам, несомненно, удастся прояснить многое из того, что сейчас остается неясным, и существенно видоизменить и скорректировать многие теории, которые мы сформировали в отношении этого вопроса. Но то, что уже было достигнуто, безусловно, следует рассматривать как огромный шаг вперед по сравнению с знаниями пятидесятилетней давности. Теперь мы *знаем*, что современный мир организмов эволюционировал, и мы можем составить представление, хотя пока и несовершенное, о том, как и благодаря взаимодействию каких факторов он мог и должен был эволюционировать.

Когда я говорю "*должен*", это относится только к ходу эволюции от данного начала; но что касается самого этого начала, самопроизвольного зарождения низших Биофоридов из неорганического материала, мы далеки от понимания его как необходимого следствия его причин. И если мы приняли это как разумный постулат, мы ни в коем случае не пытаемся скрыть, что это предположение далеко от понимания того, каким был процесс биогенеза. Я не просто имею в виду, что мы не знаем, при каких внешних условиях может происходить зарождение живой материи, даже в наименьшем количестве; я имею в виду, в частности, что мы не понимаем, как это одно вещество может внезапно проявлять качества — которые никогда не обнаруживались ни в какой другой химической комбинации - циркуляцию материи, метаболизм, рост, ощущение, волю и движение. Но мы можем с уверенностью сказать, что никогда не сможем полностью понять эти специфические явления жизни, да и как нам это сделать, поскольку нам не известно ничего аналогичного им, и поскольку понимание всегда предполагает сравнение с чем-то известным. Даже если мы предположим, что нам удастся понять простую химию жизни, что вполне возможно, я имею в виду *вечный двигатель* диссимиляции и ассимиляции, так называемые "животные" функции живой субстанции останутся непонятыми: Ощущение, Воля, Мышление. Мы в какой—то мере понимаем, как почки выделяют мочу или печень желчь; мы также можем — учитывая чувствительность живой субстанции к раздражителям - понять, как чувственное впечатление может передаваться

нервами в мозг, передаваться по определенным рефлекторным путям к двигательным нервам и вызывать движение мышц, но как активность определенных элементов мозга может породить мысль, *которую нельзя сравнить ни с чем материальным*, которая, тем не менее, способна воздействовать на материальные части нашего тела и, по своей воле, вызывать движение — это мы тщетно пытаемся понять. Конечно, зависимость мышления и волеизъявления от материального субстрата достаточно ясна, и это может быть с уверенностью продемонстрировано во многих направлениях, и, таким образом, материализм пока оправдан, проводя параллели между мозгом и мышлением, с одной стороны, и почками и мочой, с другой, но это ни в коем случае не означает, что мы поняли, как возникли Мысль и Воля. В последнее время часто указывалось, что физические функции тела возрастают очень постепенно с последовательными стадиями организации и от низших начал медленно восходят к интеллекту Человека, в точном соответствии с высотой организации, достигнутой видом; что они начинаются так незаметно среди низших форм животных, что мы не можем точно сказать, где находится начало; и из этого был сделан правильный вывод, что элементы Психики берут начало не в гистологических частях нервной системы, а свойственны всей живой материи, и далее был сделан вывод, что даже у низших форм животных они возникают так незаметно, что мы не можем точно сказать, где находится начало; и из этого был сделан правильный вывод, что элементы Психики происходят не из гистологических частей нервной системы, а свойственны всей живой материи. неорганический материал может содержать их, хотя и в неузнаваемом выражении, и что их появление в живой материи является, так сказать, лишь феноменом суммирования. Если мы правы в своем предположении о спонтанном зарождении, вряд ли может быть иначе, но утверждение этого не означает, что мы поняли Дух, но в лучшем случае обеспечивает нам преимущество и право смотреть на этот мир, насколько мы его знаем, как на единство. Такова точка зрения монизма.

Психические явления, которые мы знаем от самих себя и можем предполагать у животных с большей уверенностью, чем ближе они к нам, занимают отдельную область, причем такую обширную и сложную, что не может быть и речи о том, чтобы включить ее в рамки наших нынешних исследований, и то же самое верно для филогенетического развития человека. Но мы должны, по крайней мере, занять определенную позицию в отношении этих проблем, и не может быть никаких сомнений в том, что Человек произошел от животных предков, ближайшими родственниками которых были человекообразные обезьяны. Не много лет назад костные останки человеческого скелета или, по крайней мере, какой-то формы, очень близкой к современному человеку, были найдены в дилuviальных отложениях Явы, и они были обозначены как *питекантроп прямоходящий* и, возможно, справедливо рассматривались как переходная форма между обезьянами и Человеком. Возможно, что еще предстоит открыть нечто большее; но даже если это не так, вывод о том, что Человек произошел от животных предков, следует рассматривать как неизбежный и полностью установленный. Мы делаем выводы не глазами, а силой нашего разума, и если вся остальная живая природа единодушно со всех сторон провозглашает эволюцию мира организмов, мы не можем предположить, что этот процесс прекратился до появления Человека. Но отсюда также следует, что *факторы*, которые привели к развитию Человека от его обезьяноподобных предков, должны быть такими же, как и те, которые привели к эволюции в целом: изменение внешних воздействий в их прямых и косвенных последствиях и, помимо этого, зародышевые вариационные тенденции и их отбор. И в этой связи я хотел бы обратить внимание на момент, которому, возможно, пока уделялось слишком мало внимания.

Отбор порождает только то, что соответствует его цели; *помимо этого он ничего не может вызвать*, как мы уже подчеркивали несколько раз. Мне достаточно вспомнить защитную маркировку листьев бабочек, которая никогда не является ботанически точной копией листа со всеми его боковыми прожилками, но скорее сравнима с картиной импрессионистов, на которой важно не воспроизведение каждой детали, а общее впечатление, которое она производит на определенном расстоянии. Если мы применим это к органам и способностям Человека, мы будем ожидать, что они будут развиты лишь постольку, поскольку их развитие имеет ценность для сохранения его существования, и не более того. Но это, возможно, может показаться противоречием тому, чему учит нас наблюдение, что, например, наши глаза могут видеть на бесконечные расстояния неподвижные звезды, хотя это не может иметь никакого значения в связи с борьбой за существование. Но эта интенсивность силы зрения, очевидно, не была приобретена для исследования звездного неба, но имела величайшую ценность в обеспечении существования многих наших животных предков и была не менее важна для нашего собственного. Точно так же наш тонко развитый музыкальный слух можно было бы рассматривать как усовершенствование слухового аппарата, намного превышающее степень, необходимую для существования, но на самом деле это не так: наш музыкальный слух тоже был унаследован от наших животных предков, и для них, как и для первобытного человека, это было необходимостью существования. Животным было совершенно необходимо различать более высокие и более низкие ноты длинной гаммы, резко и уверенно, чтобы иметь возможность уклоняться от приближающегося врага или распознавать добычу издалека. Что мы умеем делать музыку-это, так сказать, только непреднамеренного аксессуара власти, органов слуха, которые первоначально были разработаны только для сохранения существования, подобно тому, как рука человека не стал тем, чем он является *для того, чтобы играть на пианино*, но трогать и захватывать, чтобы сделать инструменты, и так далее.

Должно ли это, в таком случае, быть верно и для человеческого разума? Может ли она тоже развиваться только в той мере, в какой ее развитие способствует выживанию Человека? Я полагаю, что в общем случае это, безусловно, так; интеллектуальные способности, являющиеся общим достоянием человечества, никогда не выйдут за эти пределы, но это не значит, что определенные индивидуумы не могут быть более высоко одаренными. Возможность более высокого развития определенных умственных способностей или их комбинаций — будь то интеллект, воля, чувства, изобретательская способность или талант к математике, музыке или живописи — может быть с уверенностью выведена из наших собственных принципов; ибо не только вариационные тенденции отдельных групп детерминант в зародышевой плазме могут сохраняться в течение ряда поколений, не становясь вредными, то есть не пресекаясь личным отбором, но и половое смешение всегда открывает возможность того, что некоторые преимущественно развитые интеллектуальные тенденции (*врожденные*) могут сохраняться в течение ряда поколений. объединяйтесь тем или иным способом и таким образом порождайте индивидов с большим умственным превосходством, в любом направлении. Таким образом, мне кажется, возникли гении человечества — Платон, Шекспир, Гете, Бетховен. Но они недолговечны; они не передают своего величия; если они вообще оставляют потомков, они никогда не наследуют *всего* величия своего отца, и мы можем легко понять это, поскольку величие зависит не от одного характера, а от особого сочетания многих высоких умственных качеств (*Anlagen*). Следовательно, гении, вероятно, никогда не повышают средний уровень расы через своих потомков; они повышают средний интеллектуальный уровень только за счет своих собственных достижений, за счет увеличения знаний и силы, передаваемых традицией из

поколения в поколение. Но повышение среднего уровня умственных способностей, которое, несомненно, в значительной степени произошло от австралийских аборигенов до цивилизованных народов древности и наших дней, может зависеть только от борьбы за существование между индивидами и расами.

Но если человеческий разум был поднят до своего нынешнего уровня посредством того же медленного процесса отбора, посредством которого направлялась вся эволюция, и поднят на высоту, необходимую для "желаемой цели", мы должны видеть в этом определенное указание на то, что даже величайший разум среди нас никогда не сможет заглянуть за пределы условий, ограничивающих нашу способность к существованию, и что сейчас и навсегда мы не можем надеяться понять, что такое сверхъестественное. Мы можем распознавать звезды на небе, это правда, и после тысячелетий работы нам удалось определить расстояние до них, их размер и гравитацию, а также их движение и материалы, из которых они состоят, но мы смогли сделать все это с помощью мыслительной способности, созданной для условий человеческого существования на земле, то есть развитой ими, точно так же, как мы не только держим их руками, но и можем играть ими на пианино. Но все, что связано с высшей силой мышления, которая позволила бы нам распознать псевдоидеи вечности и бесконечности, пределы причинности, короче говоря, все, чего мы не знаем, но считаем в лучшем случае загадкой, всегда останется для нас закрытым, потому что нашему разуму не требовалась и не требуется эта сила для поддержания нашей способности к существованию.

Я говорю это, в частности, тем, кто воображает, что они суммировали всю ситуацию, когда признают, что многого еще не хватает для полного знания, скажем, для истинного понимания сил Природы или Психики, но кто не чувствует, что, несмотря на все наши очень значительно возросшие знания, мы стоим перед миром в целом как перед великой загадкой. Но я говорю это также и тем, кто боится, что доктрина эволюции ниспровергнет их веру. Пусть они не забывают, что истина может быть вредной и даже разрушительной только тогда, когда мы постигли ее лишь наполовину или когда пытаемся уклониться от нее. Если мы будем следовать этому без страха, то придем сейчас и в будущем к выводу, что предел нашему знанию установлен нашим собственным разумом, и что за этим пределом начинается область веры, и каждый должен сам определять ее так, как соответствует его природе. Что касается конечных вещей, то Гете дал нам истинную формулу, когда "Природный дух" взывает к Фаусту: "Ты гляди на мир, ден Дю брегрейфст, ниht мир!" - Человек всегда должен повторять это себе, но потребность в этическом взгляде на мир, в религии, останется, хотя даже это должно меняться в своем выражении в соответствии с прогрессом нашего познания мира.

Но мы не должны завершать эти лекции в духе простого смирения. Хотя мы должны довольствоваться тем, что не можем проникнуть в тайны этого удивительного мира, мы должны в то же время осознавать, что эти непостижимые глубины существуют, и что мы можем "все еще верить, что это было нереально" (Гете). Но другая половина мира, я имею в виду ту часть, которая доступна нам, открывает нам такое неисчерпаемое богатство явлений и такое глубокое и неиссякаемое наслаждение его красотой и гармоничным взаимодействием бесчисленных колесиков его чудесного механизма, что исследование этого вполне достойно того, чтобы наполнить нашу жизнь. И нам не нужно опасаться, что когда-либо возникнет нехватка новых вопросов и новых проблем для решения. Даже если бы человечество могло продолжать в течение столетий спокойно работать в той разнообразной и беспокойной манере, которая впервые в истории человеческой мысли характеризовала только что прошедшее столетие,

каждое новое решение поднимало бы новые вопросы вверх и вниз, в неизмеримом пространстве небосвода, как в мире микроскопических или ультрамикроскопических подробностей, было бы достигнуто новое понимание, получено новое удовлетворение, и наш энтузиазм по поводу чуда этого мирового механизма, такого необычайно сложного и в то же время такого удивительно простого в своем действии, никогда не угаснет, но всегда будет разгораться заново согреть и осветить нашу жизнь.

ОКСФОРД: ХОРАС ХАРТ
ПЕЧАТНИК В УНИВЕРСИТЕТЕ

Стандартные научные работы.

ПРИВЫЧКА И ИНСТИНКТ: *ИССЛЕДОВАНИЕ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.*

Автор: профессор К. ЛЛОЙД МОРГАН, доктор юридических наук, F.R.S.,
директор Университетского колледжа в Бристоле.

Деми 8во. С фотогравюрным фронтисписом. 16с.

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ.

Профессор К. ЛЛОЙД МОРГАН, доктор права, F.R.S.,

Большая корона 8во. С многочисленными иллюстрациями. 10с. 6г.

ШАНСЫ НА СМЕРТЬ, *И ДРУГИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ.*

Автор: КАРЛ ПИРСОН, Ф.Р.С.,
профессор прикладной математики Университетского колледжа Лондона и бывший научный
сотрудник Королевского колледжа
Кембриджа.

Два тома, Деми 8во. С иллюстрациями. 25с. нетто.

Содержание.

Шансы на смерть.

Научный аспект рулетки Монте-Карло.

Репродуктивный отбор.

Социализм и естественный отбор.

Политика и наука.

Реакция! Критика нападок мистера Бальфура на рационализм.

Женщина и труд.

Различия между Мужчиной и Женщиной.

Женщина как ведьма —свидетельство Материнского права в обычаях средневекового колдовства.

Ашипаттл; или Ганс ищет свою удачу.

Групповой брак по родству.

Немецкая страстная пьеса: исследование эволюции западного христианства.

Приложения.

Указатель.

ИССЛЕДОВАНИЯ В ОБЛАСТИ ЭВОЛЮЦИИ.

Автор: ЧАРЛЬЗ ЭМЕРСОН БИЧЕР, доктор философии,
профессор исторической теологии Йельского университета.

Дету 8vo. С иллюстрациями. 21с. нетто.

УЧЕБНИК ЗООЛОГИИ.

Г. П. МАДЖ, A.R.C.Sc . Лонд., Ф.З.С.,
преподаватель биологии в Лондонской школе медицины для женщин и зоологии и ботаники в Политехническом институте на Риджент-стрит; и демонстратор биологии в Медицинском колледже Лондонской больницы.

С двумя цветными табличками и около 200 оригинальными иллюстрациями.

Корона 8в. 7с. 6д.

ЛОНДОН: ЭДВАРД АРНОЛЬД, ул. МЭДДОКС, 41 и 43, W.

Стандартные научные работы.

ХИМИЧЕСКИЙ СИНТЕЗ ЖИЗНЕННО ВАЖНЫХ ПРОДУКТОВ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ Между ОРГАНИЧЕСКИМИ СОЕДИНЕНИЯМИ.

Автор: РАФАЭЛЬ МЕЛДОЛА, Ф.Р.С.,
профессор химии Лондонского технического колледжа Сити и гильдий, Финсбери.

Том I. Супер роял 8в. 21с. нетто.

ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ПЕЧЬ.

Автор: АНРИ МУАССАН,
член института; профессор химии в Сорбонне.

АВТОРИЗОВАННОЕ ИЗДАНИЕ НА АНГЛИЙСКОМ ЯЗЫКЕ.

Перевод А. Т. де МУИЛЬПЬЕ, B.Sc., M.Sc., доктор философии,
ассистент преподавателя химии в Ливерпульском университете.

Дему 8vo. С иллюстрациями. 10с. 6г. нетто.

ВВЕДЕНИЕ В ТЕОРИЮ ОПТИКИ.

Автор: АРТУР ШУСТЕР, доктор философии (Heid.), доктор технических наук (Cantab.), F.R.S.,
профессор физики Манчестерского университета.

Деми 8в. 15с. нетто.

ЛУЧИ БЕККЕРЕЛЯ И СВОЙСТВА РАДИЯ.

Достопочтенным Р. Дж. СТРАТТОМ,
стипендиатом Тринити-колледжа в Кембридже.

Деми 8в. 8с. 6г. нетто.

ПИТАНИЕ И ПРИНЦИПЫ ДИЕТОЛОГИИ.

Автор: РОБЕРТ ХАТЧИСОН, доктор медицинских наук Эдин, старший научный сотрудник,
ассистент врача Лондонской больницы и Больницы для больных детей, Грейт-Ормонд-стрит,
Лондон.

Деми 8во. С тремя цветными таблицами и тридцатью четырьмя иллюстрациями
в Тексте. 16с. нетто.

ЛОНДОН: ЭДВАРД АРНОЛЬД, ул. МЭДДОКС, 41 и 43, W.

Примечания переписчика:

Рисунки, повторяющиеся из Тома I, включены в Таблицу иллюстраций.

На странице 246 (рис. 125, В и С) исправлено на рис. 124, В и С).

На странице 216 рис. 118, D, исправлен на рис. 122, D.

Индекс развития репродуктивных клеток у двукрылых был скорректирован с 471 до 411.

В указателе слово "Самопроизвольное зарождение", ii. исправлено на "Самопроизвольное зарождение" и, таким образом, относится к тому I.

Иллюстрации перенесены из середины абзаца.

Варианты написания и расстановки переносов сохранены.

Пунктуация сохранена в том виде, в каком она была опубликована.